

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní Geologie  
Studijní obor Geobiologie



**Bc. Barbora Křížová**

Rudistová společenstva svrchní křídy ve výplních kapes teplického ryolitu - systematika,  
paleoekologie, stratigrafie

Rudist assemblages of the Upper Cretaceous "pocket" infills in the Teplice rhyolite -  
systematics, palaeoecology, stratigraphy

Typ závěrečné práce:

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D.

Praha, 2018

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 23. 8. 2018

Podpis

## Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala svému školiteli doc. RNDr. Martinu Košťákovi PhD. z Ústavu Geologie a paleontologie PřF UK v Praze. Kromě vedení mé diplomové práce, obrovského množství podnětných připomínek a návrhů v průběhu jejího vypracování, mu děkuji především za jeho nadšení, s jakým byl ochoten diskutovat všechny poznatky, které během studia rudistů vyvstávaly. Velký dík patří Miroslavu Radoňovi z Regionálního muzea v Teplicích, za jeho ochotu, pomoc a zejména zájem, se kterým mě prováděl studiem materiálu. Děkuji Mgr. Janu Sklenáři, PhD. z Národního muzea v Praze, za semestr individuálních praktik z úpravy a focení vzorků, při nichž prokázal neuvěřitelnou trpělivost. V neposlední řadě děkuji své prababičce Božce, za její neutuchající zájem a podporu při studiu.

## ABSTRAKT

Práce je založena na studiu více než 1500 exemplářů rudistů ze svrchnokřídových sedimentů lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech (okolí Teplic). Studované vzorky pochází zejména ze sbírky A. H. Fassla, ze sběrů z konce 90. let 19. století, v současnosti jsou uloženy v Regionálním muzeu v Teplicích a v Národním muzeu v Praze. Schránky rudistů byly systematicky studované, zařazené do pěti rodů a osmi druhů. Stáří obou lokalit je předmětem diskuzí už od druhé poloviny 19. století. V posledních desetiletích převládá názor na stratigrafické zařazení lokalit do spodního turonu, ovšem pět z osmi druhů přítomných na studovaných lokalitách dokládá svrchnocenomanské stáří společenstev. Tato společenstva tvořená rudisty a korály jsou tak pravděpodobně nejstaršími známými svého druhu. Součástí práce je rešerše literatury o paleoekologii a vývoji rudistových společenstev, a z ní plynoucí paleoekologická analýza a návrh ekologických vztahů v rámci společenstev lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech.

Klíčová slova: Česká křídová pánev, cenoman – turon, rudisti, koráli, paleoprostředí, teplický ryolit

## Abstract

The study (MS, diploma thesis) is based on more than 1500 rudist samples from the Upper Cretaceous sediments of localities Písečný vrch and Na Stínadlech (near Teplice).

Investigated samples come mainly from the collection of A. H. Fassel and were collected at the end of the 19th century, currently stored in the Regional Museum in Teplice and National Museum in Prague. The rudist shells were determined by generic and species levels, including five genera and eight species. The stratigraphic age of both localities has been a subject of discussion since the second half of the 19th century. In the recent decades, the opinion on the lower turonian age prevailed. However, five of the eight species present in the studied localities demonstrate the upper cenomanian age of the assemblages, making them probably the oldest known rudist-corals assemblages of its kind. The palaeoecological analysis and the ecological relationships proposal for the studied localities are based on the research in the literature on palaeoecology and evolution of the rudists, also presented in the study.

Key words: Bohemian Cretaceous Basin, Cenomanian – Turonian, rudists, corals, palaeoenvironment, Teplice rhyolite

<b>1</b>	<b>OBSAH</b>	
<b>2</b>	<b>ÚVOD</b> .....	<b>8</b>
<b>3</b>	<b>GEOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA A STRATIGRAFIE LOKALIT PÍSEČNÝ VRCH A NA STÍNADLECH</b> .....	<b>9</b>
<b>4</b>	<b>MATERIÁL A METODIKA</b> .....	<b>11</b>
<b>5</b>	<b>HISTORICKÝ VÝVOJ KARBONÁTOVÝCH PLATFOREM S VÝSKYTEM RUDISTŮ</b> .....	<b>13</b>
5.1	Karbonátové platformy svrchní jury .....	13
5.2	Karbonátové platformy spodní křídly .....	13
5.3	Karbonátové platformy svrchní křídly .....	15
<b>6</b>	<b>PALEOEKOLOGIE RUDISTŮ</b> .....	<b>16</b>
6.1	Problematika terminologie .....	16
<b>6.2</b>	<b>Ekologie rudistů</b> .....	<b>18</b>
6.2.1	„Elevators“ .....	19
6.2.2	„Clingers“ .....	20
6.2.3	„Recumbents“ .....	20
6.2.4	Tafonomické aspekty .....	21
6.2.5	Morfotypy .....	22
<b>6.3</b>	<b>Horninová tělesa tvořená rudisty („rudist lithosomes“)</b> .....	<b>22</b>
6.3.1	„Elevator rudist lithosomes“ (ERL) .....	22
6.3.2	„Clinger rudist lithosomes“ (CRL) .....	22
6.3.3	„Recumbent rudist lithosomes“ (RRL) .....	23
6.3.4	„Coral-rudist lithosomes“ (C-RL) .....	23
<b>6.4</b>	<b>Ontogeneze rudistů</b> .....	<b>24</b>
<b>6.5</b>	<b>Příjem potravy</b> .....	<b>24</b>
6.5.1	Endosymbióza .....	25
<b>6.6</b>	<b>Teorie vysvětlující nahrazení korálů rudisty</b> .....	<b>25</b>
<b>7</b>	<b>MORFOLOGIE RUDISTŮ</b> .....	<b>27</b>
7.1	Zuby zámku .....	27
7.2	Způsob přitmělení misek .....	27
7.3	Ligament .....	28
7.4	Hlavní dutina .....	28
7.5	Akcesorické dutiny .....	28
7.6	Paliální kanály .....	29
7.7	Svalové vtisky .....	29
7.8	Stěna schránky .....	29
7.9	Ornamentace .....	29

<b>8</b>	<b>SYSTEMATICKÁ ČÁST</b> .....	<b>31</b>
8.1	Rod CAPROTINA D'Orbigny, 1842 .....	31
8.2	Rod PETALODONTIA Počta, 1889 .....	33
8.3	Rod SIMACIA Počta, 1889 .....	35
8.4	Rod PLAGIOPTYCHUS Matheron, 1843 .....	37
8.5	Rod RADIOLITES Lamarck, 1801 .....	39
8.6	Podřád RADIOLITIDINA Skelton, 2013 .....	44
8.7	Hippuritida indet. ....	44
<b>9</b>	<b>PALEOEKOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA SPOLEČENSTEV RUDISTŮ A KORÁLŮ LOKALIT PÍSEČNÝ VRCH A NA STÍNADLECH:</b> .....	<b>45</b>
<b>10</b>	<b>DISKUSE</b> .....	<b>47</b>
<b>11</b>	<b>ZÁVĚR</b> .....	<b>50</b>
<b>12</b>	<b>SEZNAM LITERATURY</b> .....	<b>52</b>
<b>13</b>	<b>PŘÍLOHY</b> .....	<b>59</b>

## 2 ÚVOD

Česká křídová pánev (ČKP) byla zformována patrně na přelomu spodní a svrchní křídly, díky reaktivaci hlavních zlomových zón variského podkladu Českého masivu v kombinaci s globální oceánskou transgresí. Sedimentární záznam pak končí v santonu, vlivem dlouhodobého poklesu hladiny oceánů a zdvihem Českého masivu (Čech, 2011). Vývoj ČKP lze rozdělit do tří hlavních fází: (1) v cenomanu sedimentuje perucko-korycanské souvrství, představující přechod od kontinentálního do mořského prostředí (2) v turonu dochází k prohloubení pánve a projevům termálního maxima. Sedimentují bělohorské souvrství, v centrální části v hemipelagickém vývoji, klastické jizerské a teplické souvrství, lokálně (SZ část pánve) s hemipelagickou sedimentací. Teplické souvrství pokračuje do coniacu. (3) Sedimentace v coniacu má místy flyšoidní charakter, sedimentuje březenské souvrství. Sedimentace končí regresním merboltickým souvrstvím (Uličný, Laurin a Čech, 2009).

Okrajové části pánve dnes představují denudační relikt, nicméně charakter sedimentů svědčí o vysoké dynamice příbřežního charakteru. Tzv. příbojové facie, resp. mělkovodní sedimenty dynamického prostředí vznikaly převážně v období cenomanu a spodního turonu. Typickými oblastmi jsou Kolínsko, Čáslavsko, Chrudimsko, okrajové části Železných hor, okolí Prahy, Kralupsko, Bílinsko, Teplicko, ad. (Houša, 1991).

Na studovaných lokalitách v okolí Teplic jsou horniny ignimbitů (teplického ryolitu) překryty křídovými sedimenty (Mlčoch a Skácelová, 2010) transgresního charakteru. Jedná se o bazální klasty – převážně konglomeráty s bioklastickými karbonáty, sekundárně silicifikovanými. Jejich stáří je předmětem diskusí, a také této práce. Do nadloží přechází do středněturonských slínů (Váně, 1990).

Patrně první zmínka o křídových fosilích ve spojitosti s ryolitovými (porfyrovými) lokalitami v Teplicích je obsažena v práci Naumanna (1825), která zahrnuje mimo jiné i lokality Na Stínadlech (Köpffügel) a Písečný vrch (Sandberg).

O lokalitě Na Stínadlech se o rok později zmiňuje Pusch (1826) a roku 1835 popisuje Gumprecht „žilky rohovce na návrší Na Stínadlech ... s hojnými zkamenělinami“, jmenovitě „s množstvím mlžů“. Lokality z okolí Teplic jsou dále popisovány např. v pracích Reusse (1840), který uvádí „tmavošedý střepinovitý rohovec“ lokality Na Stínadlech a „rohovcovitou hmotu zčásti ležící na porfyru a zčásti vnikající do jeho puklin“ z lokalit Na Stínadlech i Písečný vrch (Reuss, 1841). Rudisty z lokality Písečný vrch popsal Teller (1877), lokality dále historicky zmiňují Laube (1884), Počta (1889), Frič (1911), Zahálka (1914), Hibsč (1908, 1930), Holý (1964) či nověji Malkovský *et al.* (1985), ad.

Rudisti jsou důležitou skupinou mlžů křídových platformních ekosystémů tropických moří (Kauffman a Johnson, 1988). Vyskytují se od svrchní jury (oxford; Dechaseaux, 1969) téměř do konce křídy (maastricht; Steuber *et al.*, 2002). Jedná se o významné paleoekologické indikátory s ohledem zejména na charakter substrátu (vyplývá z práce Gili a Götze, 2018). Jejich předností je i využitelnost pro bio- a chemostratigrafii (Steuber a Löser, 2000; Steuber a Schlüter, 2012).

V ČKP se rudisti vyskytují od středního/svrchního cenomanu do středního turonu (Valečka, 2017).

Jejich taxonomická diverzita v ČKP byla poprvé rozpoznána Počtou (1889). Na rozdíl od karbonátových platforem oceánu Tethys netvoří na našem území významnější akumulace, samostatná horninová tělesa („lithosomy“), nicméně jejich biodiverzita je značná (vč. endemických forem). Je to pravděpodobně dáno paleogeografickou pozicí ČKP jako koridoru mezi Tethydu a boreální oblastí severní Evropy (Wiese *et al.*, 2004). Rudisti se zde vyskytují prakticky na okrajích areálů výskytu, což může podmiňovat alopatickou speciaci. Zvýšená diverzita byla zjištěna i na lokalitách v okolí Teplic.

### **3 GEOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA A STRATIGRAFIE LOKALIT PÍSEČNÝ VRCH A NA STÍNADLECH**

Podloží obou lokalit tvoří výplň teplicko-altenberské kaldery, v karbonu vulkanicky činné oblasti. V okolí Teplic je tvořeno tzv. teplickým ryolitem, uloženinami ignimbitů, na něž nasedají křídové sedimenty (Mlčoch a Skácelová, 2010).

Lokality v době vývoje studovaných společenstev tvořily elevace, pravděpodobně místy vystupující nad hladinu moře. Jejich svahy, tvořené teplickým ryolitem (dříve nazývaném křemenný porfyr), byly členité s nepravidelnými, různě hlubokými depresiemi. V prostředí s vysokou dynamikou docházelo k ohlazování balvanů a úlomků ryolitu, zároveň mezi nimi byly opracovávány také schránky organismů. Dohromady vyplňovaly tzv. příbojové kapsy, které se místy dochovaly do současnosti, včetně původního paleoreliéfu. Jejich materiál tvoří bazální konglomerát, u kterého později proběhla sekundární silicifikace a je z části přeměněn na šedavý, velmi tvrdý rohovec (zvláště na lokalitě Písečný vrch) (Radoň, 2012).

Obě lokality jsou do současnosti zachované pouze částečně. Na Písečném vrchu probíhala těžba žilý granitového porfyru (těžba probíhala přibližně od roku 1793 do 30. let 20. století) (Radoň, 2012), a dnes je vrch (ač přístupný), z větší části odtěžen. Na lokalitě Na Stínadlech proběhla

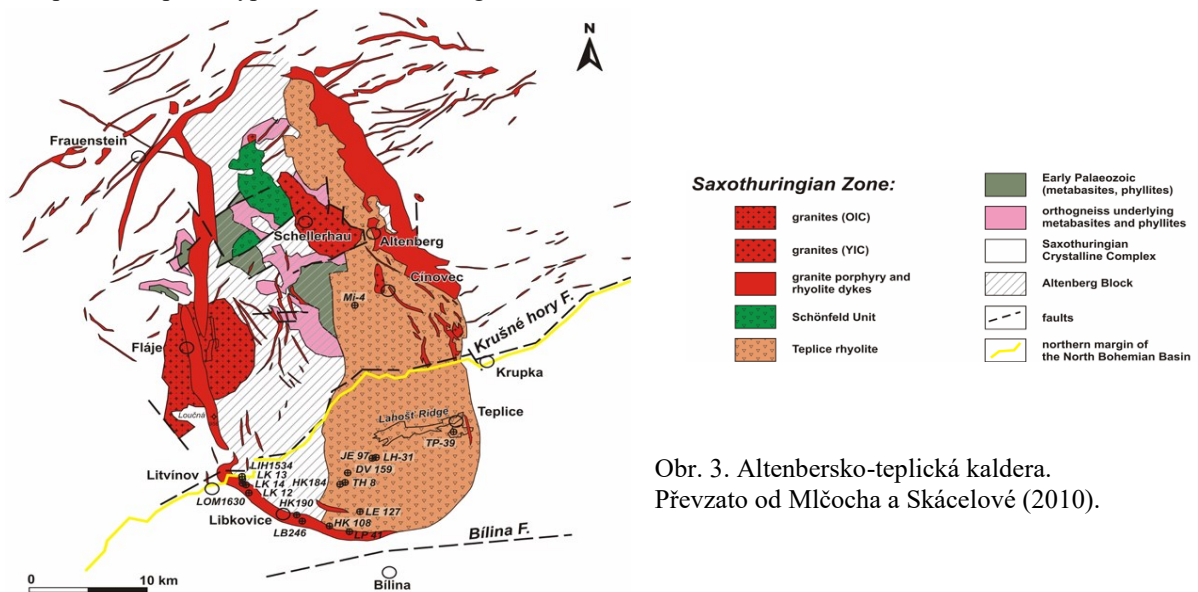
výstavba rodinných domů, v současnosti je přístupný jeden profil, ležící na soukromém pozemku.

Organodetritické sedimenty jsou překryty nadložními slínovci středněturonského stáří, náležejících do amonitové zóny *Collignonicerias woollgari* (Čech a Váně, 1988).



Obr. 1. Vyobrazení ČKP s vyznačenou polohou lokalit. V horní části patrná „kapsa“, vyplněná bazálním konglomerátem.

Obr. 2. Fotografie lokality Písečný vrch. V horní



Obr. 3. Altenbersko-teplická kaldera. Převzato od Mlčocha a Skácelové (2010).

Na stratigrafii lokalit ležících na „teplíckém porfyru“ se v literatuře názory značně různí. Do počátku 30. let minulého století byly zařazované do cenomanu, v případě přesnějšího určení, do cenomanu svrchního.

Do stupně cenomanu řadí tzv. Conglomeratschichten z okolí Teplic např. Laube (1884), Hibs (1908, 1930), a ke korycanským vrstvám také Frič (1911), který zmiňuje přímo lokalitu Písečný vrch.

Od poloviny 30. let pak začínají být příbřežní facie u Teplic a Bíliny řazeny do spodního-  
?svrchního turonu (Zoubek a Škvor, 1936). Lokalitu Na Stínadlech zmiňuje dále např. Holý  
(1964), který její stáří určil jako turon, a to svrchní, příp. denudační zbytky středního či  
spodního. Obě lokality popisuje dále Malkovský et al. (1985), který řadí tamní bazální slepenec,  
tvořený valouny křemenného porfyru do svrchního turonu. V poslední době byly zkoumány  
biodetritické vápence v okolí Bíliny a Kučlína (Valečka, 2017), jejichž stáří bylo stanoveno  
jako spodní až střední turon.

Společenstva rudistů ze studovaných lokalit umožňují jejich přesnější stratigrafické zařazení.  
Na základě výskytu druhů *Caprotina aculeata*, *Petalodontia aculeodentata*, *Radiolites  
sanctaebarbarae* lze lokality zařadit do svrchního cenomanu. Toto zjištění podporuje i nález  
exemplářů *Caprotina* aff. *sinuata* a ?*Simacia minima*. Druhy *Radiolites bohemicus* a *Radiolites  
saxoniae* jsou ve starší literatuře popisovány jako druhy cenomanské (Počta, 1889, Kühn,  
1949), nověji druh *Radiolites saxoniae* uvádí Niebuhr, Schneider a Wilmsen (2014) též jako  
cenomanský. Nicméně, Pezza a Žítt (1999) uvádějí výskyt obou druhů ve spodním turonu.

#### 4 MATERIÁL A METODIKA

Studovaný materiál pochází ze sbírek Regionálního muzea v Teplicích a Národního muzea  
v Praze.

Vzorky fosilií uložené ve sbírkách Regionálního muzea v Teplicích pocházejí ze dvou  
soukromých sbírek. Naprostá většina materiálu byla součástí sbírky sběratele a pozdějšího  
kustoda teplického muzea Antona Hermanna Fassla a pochází ze sběrů na konci 90. let 19.  
století. Menší množství vzorků, a to zejména rohovcové fosilie z Písečného vrchu, pochází ze  
soukromé sbírky místního sběratele Wilhelma Haberditze mladšího, která byla založena v roce  
1904 a do muzea se dostala jako konfiskát po 2. světové válce (Miroslav Radoň, písemné  
sdělení, 2018).

Studované vzorky z Národního muzea v Praze pochází,  
v případech, kdy je zdroj dohledatelný, též ze sbírek A. H.  
Fassla (Jan Sklenář, ústní sdělení, 2018).

Vzorky ve studovaném materiálu jsou většinou zachované jako  
úlomky. Příklad na obr. 4.

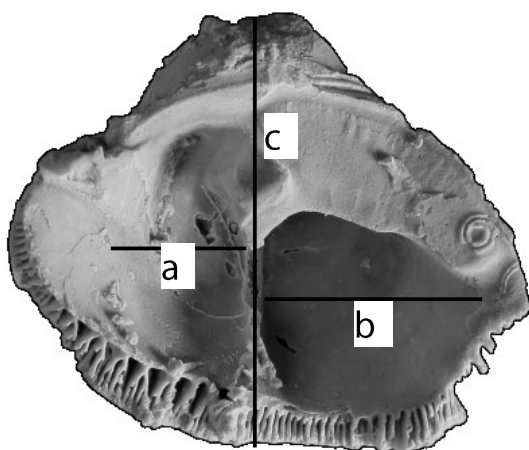


Obr.4 Příklad úlomku schránky  
druhu *Plagiopytycus haueri*. Ilustrace  
způsobu zachování materiálu.

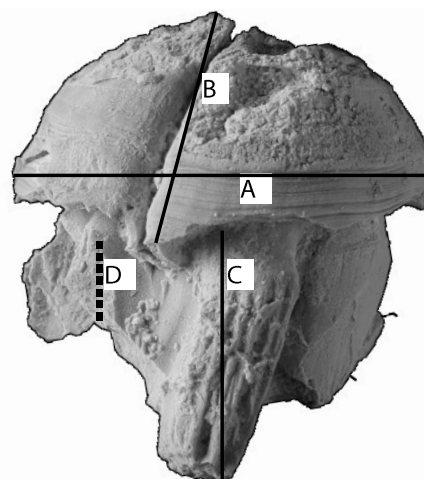
Ve sbírkách Regionálního muzea v Teplicích bylo nejprve nutno vytřídit materiál obsahující fosílie, poté separovat vzorky rudistů.

V obou sbírkách následovalo zařazení do paleoekologických morfotypů rudistů (na základě metodiky Skeltona a Gili (2002), zařazení do rodů a následně druhů na základě morfologických podobností. Rozpoznáno bylo 187 úlomků schránek morfotypu „elevators“ (obr. 7), čtyři exempláře do rodu, 1388 do druhu a osm exemplářů nebylo možné určit blíže než jako náležející řádu Hippuritida.

U určených taxonů byly měřeny digitálním posuvným měřidlem všechny parametry, které bylo možno stanovit, vzhledem k často velkému poškození schránek. Měřitelné byly parametry pouze u svrchních misek, spodním miskám nacházejícím se v materiálu chybí ať už báze přitmělení, obústí, či je odlomeno oboje. U jedinců morfotypu „clingers“ (obr. 7) byla měřena šířka jamky pro zub spodní misky (obr. 5a), šířka hlavní dutiny (5b), a délka misky od vrcholu po okraj (5c). U víček jedinců morfotypu „elevators“ (obr. 7) byl měřen průměr víčka (obr. 6A), víčka od vrcholu po okraj (6B), délka předního zubu (6C) a délka zadního zubu (6D). Základní statistické údaje z měření byly vyhodnoceny pomocí programu Microsoft Excel.



Obr. 5. Měřené parametry u svrchní schránky jedinců morfotypu „clingers“ (*Plagioptychus haueri*). a) šířka jamky pro zub spodní misky b) šířka hlavní dutiny, c) výška misky od vrcholu po okraj.



Obr. 6. Měřené parametry u víčka jedinců morfotypu „elevators“ (*Radiolites bohemicus*). A) průměr víčka, B) mocnost víčka od vrcholu po okraj, C) délka předního zubu, D) délka zadního zubu (u vyobrazeného exempláře nezachován)

Vybrané kusy byly poběleny chloridem amonným za využití pobělovacího zařízení laboratoře Národního muzea v Praze a vyfoceny za použití vybavení téže instituce fotoaparátlem Canon EOS 6 a mikroskopem Olympus SZX12 vybaveného kamerou DT72. Z jednoho kusu, jediného exempláře druhu *Radiolites sanctaebarae* byl sejmout latexový otisk negativního reliéfu. Následovalo zpracování fotografického materiálu v programu Adobe Photoshop CS6 a tvorba fototabulí v programu Adobe Illustrator CS6.

Dále byly určeny morfotypy korálů přítomných v materiálu s využitím metodiky Chappela (1980) a byla studována i doprovodná fauna.

Paleoekologická interpretace společenstev studovaných lokalit vychází ze studovaného materiálu a publikovaných dat z prací Gili a Götze (2018), Gili, Masse a Skeltona (1995), Skeltona a Gili (2002), Rosse a Skeltona (1993), Scotta (1981), Skeltona (1979), a dalších.

## **5 HISTORICKÝ VÝVOJ KARBONÁTOVÝCH PLATFOREM S VÝSKYTEM RUDISTŮ**

### **5.1 Karbonátové platformy svrchní jury**

Během svrchní jury jsou útesová společenstva (zejména otevřených šelfů) dobře vyvinutá a široce rozšířená. V mělkovodním prostředí se vyskytují korálové biohermy, na otevřeném šelfu tvoří nárosty stromatoporoidi, koráli a řasy a v prostředí hlubších šelfů jsou společenstva tvořena spongiemi a řasami. Tato společenstva mizí bez náhrady ve spodní křídě (Scott, 1988). V lagunárním, chráněném prostředí mělčího šelfu se stávají stále běžnější součástí společenstev rudisti (Kauffman a Johnson, 1988). Počátek jejich vývoje značí objevení rodu *Diceras* ve svrchní juře (přesněji ve středním oxfordu; Dechaseaux, 1969).

### **5.2 Karbonátové platformy spodní křídly**

Ačkoli nebyly teploty konstantní v průběhu celé křídly, obecně je tento útvar považován za teplé (tzv. greenhouse) období (Johnson *et al.*, 2002). Vlivem paleogeografické situace křídly se dříve homogennější prostředí oceánů diversifikuje, odlišují se od sebe jednotlivé provincie, regiony, dochází k izolaci bentických společenstev, a tudíž k jejich radiaci a vývoji endemických druhů. V případě mlžů odlišujeme tři rozdílné říše: 1) mírný pás severní polokoule, 2) oceán Tethys, 3) mírný pás jižní polokoule (především Indo-Pacifik). Tropické a subtropické pásmo (tedy prostředí výskytu křídových biokonstrukcí) zaujímal tethydní a na severu boreální říše, v jejímž rámci se odlišuje Indo-mediterránní region – oblast prvotního výskytu rudistů (Johnson a Kauffman, 1988) a mladší karibská provincie. Křídové karibské moře se otevírá a propojuje s mediterránním regionem Tethys pravděpodobně už během střední jury, avšak na konci spodní křídly (apt) dochází vlivem rozpínání Atlantiku ke geografické izolaci karibské (tehdy ještě) subprovincie (rudisti sem pronikají již během valanginu (Johnson a Kauffman, 1988). Samostatnou provincií se karibská oblast stává během santonu (Kauffman, 1973).

Období prosperity společenstev křídových karbonátových platforem začíná v indo-mediterránním regionu už v berriasi (vrchol produkce zde nastal v barremu-aptu), v karibské provincii pak v baremu (s vrcholem produkce v albu-spodním cenomanu, dominují rudisti)

(Kauffman a Johnson, 1988). Od berriasu po valangin byla běžná útesová společenstva tvořena korály, spongiemi a řasami (s příp. přispěním sinic), spongiové biohermy se po konci valanginu stávají nevýznamnými (Scott, 1995). Od barremu se začínají obě hlavní oblasti výskytu společenstev karbonátových platforem vyvíjet různě, do té doby byl endemismus v karibské oblasti (dokládající skutečnou speciaci, a nikoli pouhé migrační události organismů) 75-100%, po té je v karibské provincii asi 95% druhů rudistů endemických (Johnson a Kauffman, 1988). Během spodní křídy nastaly dramatické změny v kompozici dříve typických útesových společenstev, kdy se po 20 milionů let stupňující se radiaci (Scott, 1995) rudisti stávají hlavními karbonátovými producenty (Scott, 1988). Nahrazení společenstev dominovaných korály společenstvy rudistů ale nebylo okamžité, po dlouhé období 30 milionů let (hauteriv-alb) rudisti i koráli v útesových systémech koexistují (zejména v prostředí otevřeného šelfu), i když obě skupiny obývají oddělený habitat (ačkoli se už v hauterivu lokálně objevují části okrajů útesů dominované společenstvy caprotinidů (Scott, 1995). Koráli, řasy a stromatoporoidi tvoří rámeček útesu pod bází normálního vlnění, zatímco caprotinidi, caprinidi a radiolitidi tvoří společenstva v zóně vysoké energie, vlnění (Scott, 1988).

V aptu-albu proběhly nejrychlejší a nejvýraznější změny společenstev, a to zejména v primárním útesovém ekoprostoru, v centrální části oceánu Tethys (Kauffman a Johnson, 1988). Po ústupu společenstev korálů (jejichž zastoupení v útesových faciích klesá náhle mezi středním a svrchním albem) téměř mizí stromatoporoidi, adaptují se hlavně na „kryptické niky“, a současně se lagunární prostředí i prostředí kontinentálního svahu stává dominovaným téměř výhradně rudisty (Scott, 1995). Ti se nejprve vyskytují jako součást korálovo-stromatoporoidovo-rudistových biokonstrukcí, během aptu a albu se v prostředí otevřeného šelfu a kontinentálního svahu podílejí na konstrukci korálovo-řasovo-rudistových nárostů a v prostředí pánví vnitřních šelfů se během albu stávají hlavními biokonstruktéry, dominují z možná i více než 60% (Scott, 1995).

Úspěšnost rudistů při obsazování prostředí křídových platforem je podmíněna jejich diversifikací (jež začala už před ústupem korálů, možná díky adaptacím na vysoce energetické zóny jejich počátečního výskytu (Scott, 1984) (viz. kapitola Paleoekologie), která úzce souvisí s rozsáhlým růstem šelfových platforem nízkých zeměpisných šířek Atlantiku/Tethys začátkem aptu. Výrazně se rozrůžňují převážně aragonitoví caprinidi (obývající zejména okraje platforem). Období diversifikace bylo přerušeno ve střední části spodního aptu (pravděpodobně kvůli anoxickému eventu, ačkoli příčinná vazba zůstává sporná), v nízkých zeměpisných šířkách dochází na okamžik k rozšíření enkrustačních mikrobiálních společenstev (jako např. *Lithocodium/Bacinella*). K obnovení růstu platforem došlo koncem aptu, kdy už ale začínají

dominovat spíše rudisti se schránkou tvořenou převážně kalcitem (polyconitidi a requieniidi) (Skelton a Gili, 2012). Od konce albu relativní četnost korálů stále klesá, zastoupení rudistů naopak roste (Scott, 1984).

### 5.3 Karbonátové platformy svrchní křídy

Na přelomu spodní a svrchní křídy došlo ke zdvihu hladiny světového oceánu. Byla o více než 100 metrů (možná až o 200m) výše, než je tomu v současnosti, což vedlo k zaplavení velkých ploch pobřeží a některých kontinentálních pánví oceánem (zaplavena byla až 1/3 ploch kontinentů) (Huddard a Scott, 2010). Nejvyššího bodu dosáhla hladina koncem cenomanu až začátkem turonu ) (Johnson *et al.*, 2002), kdy bylo 80-85% povrchu Země pokryto vodou (Kauffman a Johnson, 1988).

V oceánech svrchní křídy převládá cirkumglobální rovníková cirkulace (přes paleogeografické změny závěru křídy zůstává až do maastrichtu). V severní Americe vzniká „Western Interior Seaway“ (WIS), mořský (zároveň i migrační) koridor, který propojuje chladné vody mírného pásma severní polokoule s těmi teplejšími tropického – subtropického pásu, epikontinentální moře východní Evropy propojují severní boreální oblast s vodami oceánu Tethys, západ Evropy ovlivňují teplé vody Atlantiku a Tethys (Johnson *et al.*, 2002). Pokračuje odlišný vývoj obou hlavních oblastí tropického – subtropického pásu (Kauffman, 1973). Evoluce platforem v Indo-mediteránním regionu probíhala víceméně kontinuálně, na rozdíl od karibské provincie, kde se díky intenzivní tektonické a vulkanické aktivitě společenstva vyvíjí epizodicky (Kauffman a Johnson, 1988).

Typickými tvůrci a obyvateli prostředí karbonátových platforem svrchní křídy byli rudisti (tvoří 65-72 % organismů) a další mlži, koráli, spongie, stromatoporoidi, gastropodi, echinoidi, arthropodi, bryozoa, brachiopodi, další hydrozoa a foraminifery. Typickými strukturami byly nárosty tvořené rudisty, méně potom korálové útesy, společenstva korálů, rudistů, spongií a červených řas, korálovo-spongiovo-rudistová společenstva a společenstva elevací mořského dna. Vyskytují se též mikrobiální nárosty, sice v malé míře, ale nesporného významu pro stabilizaci jinými organismy tvořených struktur a zajišťování jejich vertikální i laterální persistence (Johnson *et al.*, 2002).

Společenstva cenomanu až spodního turonu, jež se vyvíjela zejména v prostředí mělkého a otevřeného šelfu (méně i na kontinentálním svahu) byla tvořena ponejvíce rudisty. Vyskytují se ale i biokonstrukce tvořené společenstvy rudistů, stromatoporoidů, korálů a řas (diversita těchto společenstev je nejvyšší v Evropské oblasti). Jejich vývoj byl přerušen turonskou transgresí, při které se v prostoru platforem vedle rudistů opět částečně prosazují koráli; ovšem

ne nadlouho, v coniacu už rudisti opět dominují. V santonu se dominantní prostor vývoje tropických bentických společenstev posouvá směrem ke kontinentu, tedy do lagunárního prostředí a na mělké šelfy, v kampánu tento vývoj prostředí mělkých šelfů pokračuje, vyvíjí se laguny. Opět dominují rudisti, ale oproti předchozím stupňům vzrůstá hojnost mikrobiálních společenstev (Johnson *et al.*, 2002). V kampánu až maastrichtu se tato společenstva dostávají až k 60° severní (mechovky na asi 55° a počátkem paleocénu (dan) koráli na 60° v dnešním Grónsku) a 35° jižní šířky. Ponejvíce se však vyskytují zejména mezi rovníkem a 40° severní šířky, na jejich konstrukci se nejvíce podílí rudisti (i ostatní mlži, zejména ústřice) (Johnson *et al.*, 2002).

Hojnost i diversita rudistů v maastrichtu paradoxně vzrůstá (Steuber *et al.*, 2007), začátkem svrchního maastrichtu dokonce došlo k jejich největší diversifikační události (Kauffman a Johnson, 1988). Nezdá se, že by cokoli naznačovalo blízkou extinkci celé skupiny (jejíž jednoznačné vysvětlení zatím neznáme (Steuber *et al.*, 2002). Na většině lokalitách mizí rudisti ze sedimentárního záznamu vlivem lokálních událostí (Steuber *et al.*, 2007). Nejmladší dosud objevené rudisty bohaté společenstvo (rudistové vápence Jamajky, obsahující rod *Titanosarcolites*) je překryto vulkanoklastickými uloženinami na konci maastrichtu (Steuber *et al.*, 2002). Dříve akceptované vysvětlení a datování vymizení rudistů z globálního sedimentárního záznamu (jejich postupná extinkce (Steuber *et al.*, 2002) blízko báze svrchního maastrichtu (Johnson a Kauffman, 1988) je těmito nálezy zpochybněno. Vyvolávají otázku souvislosti vymírání rudistů a impaktu extraterestrického tělesa (Steuber *et al.*, 2002), jejich téměř současné vymizení na obou stranách Atlantiku totiž značí spíše katastrofickou událost (Steuber *et al.*, 2007).

## 6 PALEOEKOLOGIE RUDISTŮ

### 6.1 Problematika terminologie

Mezi biology a paleontology je všeobecně rozšířen názor, že křídové rudistové útesy byly v zásadě podobné fosilním i současným korálovým útesům, až na dominanci rudistů místo korálů (Kauffman a Sohl, 1974).

Užívání termínu útes (reef) pro struktury tvořené rudisty přímo ponouká k využití aktualistického principu, a tedy ke srovnávání křídových „útesů“ s těmi současnými. Ty jsou charakterizované jako vlnám rezistentní bariéry tvořené jedním dominantním typem organismů (v současnosti koráli) tvořících pevný, propojený rámec útesu, provázaných dohromady

diversifikovanými sekundárními epibionty (řasami, spongiemi, mechovkami a dalšími) (Kauffman a Sohl, 1974).

Rudistové struktury jsou však tvořené většinou jedním či několika málo dominantními druhy rudistů, nepropojených do jednotného celku (Gili a Götz, 2018). Ani později se vyvinuvší (pokročilejší) formy (v křídě se k již přítomným tzv. „clingers“ přidávají „recumbents“ a „elevators“ (obr.5) nejsou vhodné ke stavbě pevného, spojitého rámce útesu (nevětvali se a nepučeli, tak jako koloniální koráli), ač jsou skvěle adaptované ke kolonizaci různých substrátů. Tvoří-li rudisti horninová tělesa (lithosomy), je jejich stabilita závislá na přítomnosti sedimentu mezi jednotlivými schránkami (díky velmi malé bázi přitmělení), a tedy jsou náchylné k uvolnění a rozbití vlnami (Ross a Skelton, 1993). V rudisty tvořených společenstvech se jen velmi vzácně vyskytují sekundární epibionti (Gili a Götz, 2018). Jsou-li přítomní, pokrývají jiné organismy spíše jako tenká povrchová krusta, která nemohla sloužit k vzájemnému provázání pevného rámce (Ross a Skelton, 1993).

Dalším typickým znakem pravých útesů je tvorba topografického reliéfu, avšak povrch sedimentu dosahoval u většiny rudistových společenstev k úrovni přitmělení poslední generace juvenilů. To znamená, že živá část struktury byla relativně tenká vrstva organismů zanořených v sedimentu. Struktura mohla do určité míry „růst“, byla však udržována ve vzpřímené pozici sedimentem ukládaným kolem a v ní. Rudisti byli tedy organismy závislé na přísunu sedimentu (Gili, Masse a Skelton, 1995), tvořili obvykle nízké, lentikulární či tabulární struktury sestávající pouze z jedné či několika málo generací, a nikdy nedávali vznik vysokým elevacím nade dnem (Kauffman a Sohl, 1974).

Tento interpretační problém řeší Gili, Masse a Skelton (1995) zavedením termínů „superstratal growth“ (typický pro korálové útesy, které tvoří pozitivní topografický reliéf díky jejich relativně rychlejšímu růstu oproti akumulaci sedimentu) a „constratal growth“ (způsob růstu typický pro rudisty, kteří v případě, že tvoří horninová tělesa, přirůstají stejně rychle jako se akumuluje sediment). Rudisty pak interpretují jako „gregarious sediment dwellers“.

Pro horninová tělesa tvořená rudisty tedy existuje v literatuře mnoho různých označení, např. „thicket“ (Kauffman a Sohl, 1974), „rudist formations“ (Ross a Skelton, 1993), „associations“ (Steuber a Löser, 2000), či biostromy (Scott, 1988). Nejnovější práce Gili a Götze (2018) stanovuje termín „lithosome“ (obecný název znamenající pouze „horninové těleso“, bez významu kompozice, velikosti či tvaru jednotky).

Pro menší struktury tvořené rudisty je zaveden termín „bouquet“ (Skelton a Gili, 2002), tedy skupinka několika jedinců. Pro výraznější struktury tvořené několika desítkami jedinců stanovili Kauffman a Sohl (1974) termín „cluster“.

## 6.2 Ekologie rudistů

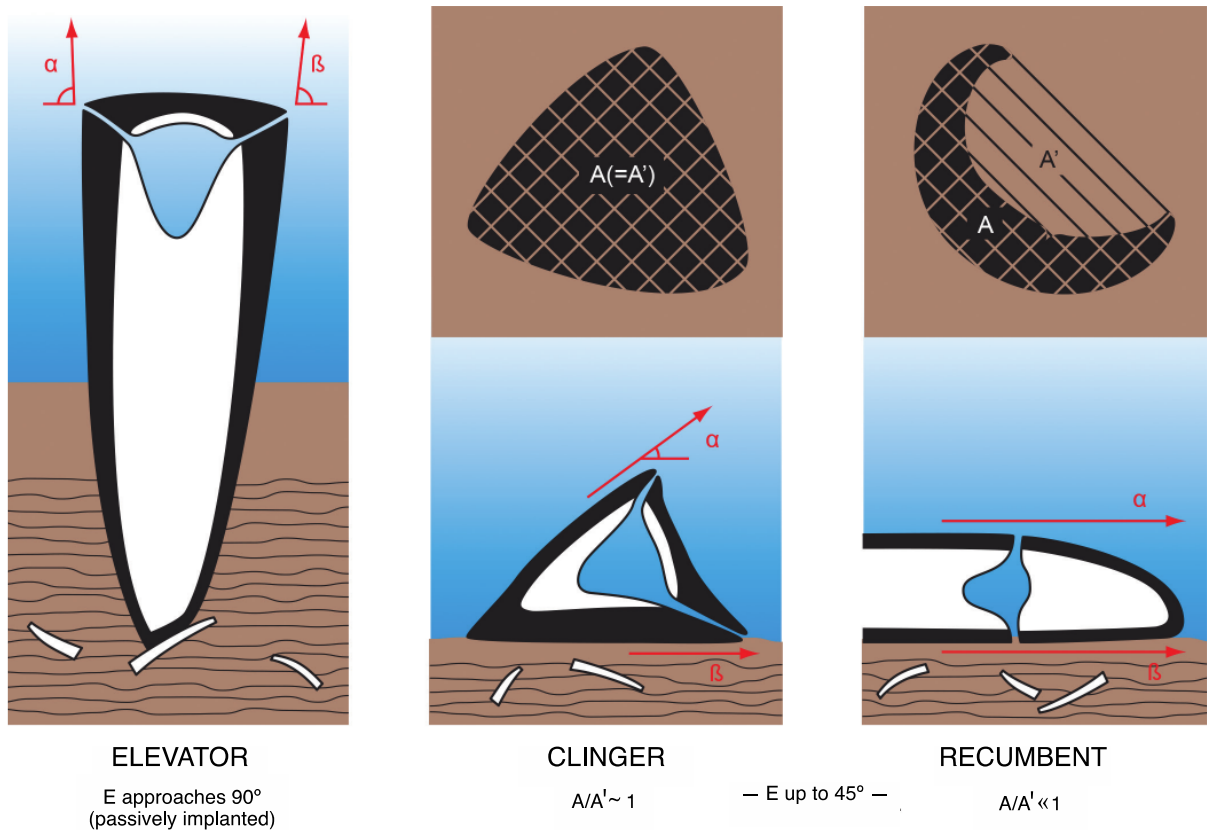
Rudisti byli bentičtí mlži, obývající teplá, mělká moře (Gili, Masse a Skelton, 1995). Řadí se mezi sesilní epifaunu, všichni (alespoň ve stádiu juvenilů) žili přitměni ke tvrdému objektu (ať už k např. skalnatému substrátu či pouze k úlomku jiné schránky) (Skelton a Gili, 2002). Svě schránky tvořili jako oddělení jedinci (na rozdíl od koloniálně žijících korálů), každá ze schránek musela být tedy ve svém habitatu zakotvena samostatně (Ross a Skelton, 1993). Přestože žili ve fotické zóně, pravděpodobně nebyli zvláště citliví na intenzitu světla. Různé skupiny byli tolerantní vůči fluktuacím salinity či množství živin (Gili, Masse a Skelton, 1995). Různorodost typů jejich schránek ukazuje, že byli dobře přizpůsobeni různému prostředí svého výskytu (Gili a Götz, 2018).

Byl-li substrát stabilní, ať už tvrdý (hardground nebo skalnatý povrch), či s kohezním povrchem sedimentu, byla strategií pro dosažení stability schránky maximalizace oblasti přímého kontaktu schránky a substrátu. Oproti tomu na nestabilním substrátu, sestávajícím z mobilního sedimentu je účinnější zvětšit efektivní průměr schránky, aby bylo zabráněno překocení či pohřbení schránky (Skelton a Gili, 2002).

Funkční nároky růstu schránek rudistů byly (Gili a Götz, 2018):

- 1) optimální vystavení aparátu pro příjem potravy a dýchání k vodnímu proudu
- 2) stabilizace schránky, a tím udržitelnost funkčních aparátů v dosahu proudění

Na základě funkčně morfologických odpovědí schránek na prostředí svého výskytu rozdělil Skelton (1979) rudisty na „elevators“ a „recumbents“ v rámci kategorie „recliners“. Jeho paradigma pak revidují a redefinují Skelton a Gili (2002). Stanovují nadále využívané paleoekologické kategorie (obr. 7), které mohou být objektivně využity pro paleoenvironmentální analýzy:



Obr. 7. Ekologické morfotypy rudistů. Schematicky zobrazené schránky ve vertikálním řezu, u „clinger“ a „recumbent“ též v pohledu shora, kde je ilustrována A plocha kontaktu se substrátem, A' efektivní oblast stabilizace na substrátu. U „elevators“ je střední úhel elevace E více než 45°, v ideálním případě pak 90° (maximální úhel  $\alpha$  a minimální  $\beta$ ). U morfotypů „clinger“ a „recumbent“ je pak  $E < 45^\circ$ . Převzato od Gili a Götze (2018).

### 6.2.1 „Elevators“

Spodní miska je podlouhlá, kónická (např. rod *Durania* Douvillé 1908), podlouhlá úzce cylindrická (např. rod *Hippurites* Lamarc 1801), či široce cylindrická (např. rod *Vaccinites* Fischer, 1887) (Gili a Götze, 2018). Svrchní miska je plochá či lehce konkávní nebo konvexní, u některých skupin (zejména caprotinidů a caprinidů) může být zavinutá (Skelton a Gili, 2002). Celá komisura schránky tedy vystupuje nad sediment, díky vzpřímeně rostoucí spodní misce (Gili a Götze, 2018). „Elevators“ jsou svou morfologií nejlépe přizpůsobeni tvorbě výraznějších struktur. Větší jednotky, tzv. lithosomy tvoří jedinci blízce shluklí, do jisté míry vzájemně se podpírající. Nejčastěji se jedná o blízké skupinky ne více než tři až čtyř jedinců přitmelých k sobě, v prostorech mezi nimiž se může zachytávat bahnitý/písčítý sediment, a stabilizovat tak celý útvar (Skelton a Gili, 2002).

Tyto struktury tedy vznikaly v prostředí s rychlou sedimentací. Po krátkém období počátečního přitmelení juvenila na exponovaném tvrdém substrátu (např. fragmentu jiné schránky) byla schránka zakotvena v substrátu. Solitérní „elevators“ a malé skupinky několika menších

jedinců („bouquets“) obývali habitaty s nízkou/střední dynamikou prostředí a rychlou sedimentací. Pro vytvoření větších horninových těles však bylo zapotřebí epizody nízké či žádné sedimentace. Tyto větší struktury se tedy často vyskytovaly v oblastech nižší dynamiky prostředí a diskontinuální sedimentace (Skelton a Gili, 2002), např. na otevřených okrajích šelfu v pozvolném svahu či izolovaných elevacích hlouběji položeného dna (Ross a Skelton, 1993).

### 6.2.2 „Clingers“

Spodní miska je na bázi přitmělená téměř horizontálně, její část přerůstá okolní substrát (Gili a Götz, 2018). Jedinci dosahovali stability na pevnějším až tvrdém substrátu pomocí maximalizace plochy kontaktu schránky se substrátem, na němž se podílí buďto pouze spodní, přitmělená miska či celá schránka. Geometrie růstu schránek tohoto na první pohled heterogenního morfotypu se značně různí. Odráží tak různé morfogenetické způsoby, jimiž si různé skupiny vyvinuly tento způsob růstu schránky. Spodní miska mohla být spirálně stočená (např. u některých requinidů), a tvořit tak široký bazální povrch – buďto celý přitmělený k podkladu, či pouze v těsném kontaktu se substrátem. Svrchní miska byla v takovém případě redukovaná, víčkovitá. Tito jedinci reagovali na občasný přínos sedimentu spirálním růstem přitmělené schránky směrem vzhůru. Ve druhém případě mohla být spodní miska rozvinutá, na stabilizaci schránky se pak podílela i svrchní miska. Např. u některých caprotinidů sloužila spodní miska jako kotva, kolem níž se akumuloval sediment, a velká, zavínutá volná miska ležela na povrchu, rozšiřuje tak bázi kontaktu s povrchem (Skelton a Gili, 2002).

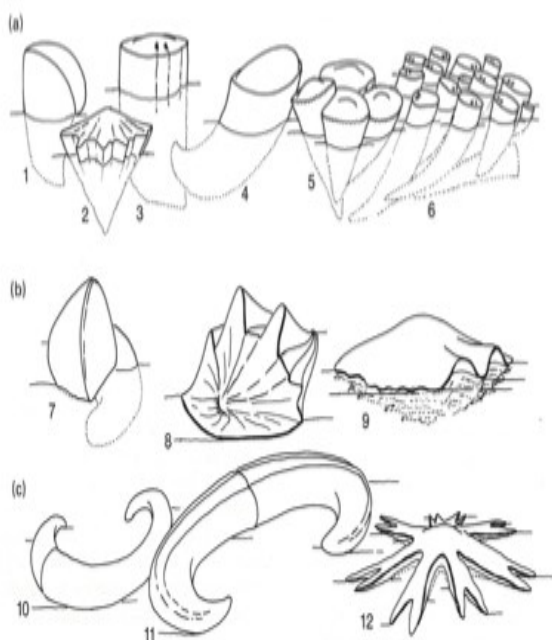
„Clingers“ tedy přirůstali v oblastech se stabilním sedimentem či tvrdým povrchem (např. hardgroundy či fragmenty jiných schránek), a s žádnou či malou akumulací sedimentu (např. bouřemi přinášené písky) (Gili a Götz, 2018).

### 6.2.3 „Recumbents“

Způsob stabilizace schránky v substrátu tohoto morfotypu zahrnuje, jako u předchozího, širokou bázi kontaktu se substrátem. Oproti „clingers“ však dospělci nebyli přitmělení k podkladu (Gili a Götz, 2018). Tento způsob růstu byl možný pouze u skupin s rozvinutou schránkou, obě misky mohly být v kontaktu se substrátem. Nejčastější typ schránky byl široce obloukovitý, kdy byly do oblouku rozšířené obě misky schránky. Tyto formy mají často vyvinuté paliální kanály, umožňující materiálem méně náročný růst robustních schránek (Skelton a Gili, 2002). Vyskytují se ve velmi dynamickém prostředí, a tak svým tvarem redukuje možnost vymytí sedimentu ze svého okolí a následného překrytí schránky. Tato růstová strategie byla závislá na velikosti schránek, poháněla tedy rychlý vývoj jedinců a nárůst

juvenilů do finálních velikostí dospělců, dávaje vznik některým největším známým mlžům (např. rod *Titanosarcolites* Trechmann, 1924) (Gili a Götz, 2018). Několik málo rodů (např. *Pseudopolyconites* Milovanovic, 1935) vyvinulo radiální, „hvězdicovité“ formy přitmělené misky, rozložené na sedimentu. V takovém případě byla volná miska plochá či lehce dómovitá (Skelton a Gili, 2002).

Tyto formy byly nejlépe adaptovány pro stabilizaci schránek v dynamickém, vysoce energetickém prostředí, na mobilním substrátu jako jsou karbonátové písky či rozvolněný štěrk tvořený úlomky schránek, v prostředí vlivu proudění (Skelton a Gili, 2002). Vyskytovaly se tedy na prudších kontinentálních svazích či svazích progradujících okrajů pánví v prostředích vnitřních šelfů (Ross a Skelton, 1993).



Obr. 8. Příklady tří morfotypů rudistů. (a) „elevators“ se mohou vyskytovat soliterně (1-4) či ve shlucích (5,6) a zahrnují mnohé caprotinidy a plagiptychidy (1), radiolitidy (2,5), hippuritidy (3,6) či prohnuté formy jako např. *Dictyoptychus* (4). (b) „clingers“ přerůstají substrát buďto laterálně (7,8), nebo radiálně (9) a zahrnují např. requeniidy (7) a radiolitidy (8,9). (c) schránky „recumbents“ narůstají do obloukovitých (10,11) či hvězdicovitých (12) tvarů a zahrnují např. caprinidy, a antillocaprinidy (10,11) a radiolitidy (12). Části schránek zanořených do sedimentu jsou vyobrazeny tečkovaně. Převzato od Rosse a Skeltona, (1993).

#### 6.2.4 Tafonomické aspekty

V růstové pozici se nejčastěji zachovávají „elevators“, díky jejich výskytu ve víceméně klidném prostředí a částečnému zanoření schránek do substrátu. „recumbents“ a většina „clingers“ jsou v růstové pozici zachováni méně často, protože jejich schránky byly více exponované, jak v době jejich života, tak při následných diagenetických procesech. Případy výskytu společenstev dominovaných „clingers“ jsou většinou paraautochtonní, jejich schránky jsou více či méně lokálně přemístěné. „Recumbents“, jsou díky jejich častému výskytu v prostředí s dominancí proudění *in situ* nalézání jen velmi vzácně (Gili a Götz, 2018).

### 6.2.5 Morfotypy

Tyto tři morfotypy reprezentují způsoby růstu schránek vhodné pro různá prostředí, různé typy substrátu. Ovšem kombinace růstových forem v rámci jedné lokality není vzácná, díky dočasným či lokálním rozdílům charakteru prostředí (např. chráněné habitaty v rámci vysoce dynamického prostředí), jež umožnily vývoj různých morfotypů v časové či prostorové blízkosti (Gili a Götz, 2018).

Také v rámci života jednotlivců docházelo k přechodům jednotlivých růstových forem. Už jen proto, že všichni rudisti začínali růst svých schránek po přisednutí planktonních larev, jako přitmělení „clingers“ se spirálně stočenými spodními miskami juvenilů (Skelton a Gili, 2002).

## 6.3 Horninová tělesa tvořená rudisty („rudist lithosomes“)

Na základě převládajícího morfotypu mohou být vyčleněny tři druhy rudistových horninových těles:

### 6.3.1 „Elevator rudist lithosomes“ (ERL)

Podlouhlý, kónický až cylindrický tvar umožnil „elevators“ shlukování, až vzájemný kontakt. Agregace jedinců bývá rozdílných stupňů. Od dvou až tří jedinců přitmělených k sobě a formujících malý „bouquet“, po miliony seskupených schránek formujících laterálně rozsáhlá horninová tělesa, kde jsou jedinci těsně provázáni či formují rozptýlené struktury s jedinci v přímém kontaktu jen vzácně. Nejčastěji jsou lithosomy tvořeny malými skupinkami ne více než čtyř jedinců přitmělených k sobě, mezi nimiž se mohl akumulovat sediment. Celé těleso bylo tedy „zasazené“ do sedimentu, nad nějž sahaly svrchní okraje schránek jen několik centimetrů. Hmota sedimentu byla z větší části produkovaná in situ, posmrtnou dezintegrací schránek oslabených předchozí bioerozí (Gili a Götz, 2018). Tento způsob růstu rudistových těles je popsán jako „constratal growth“ (Gili, Masse a Skelton, 1995).

ERL jsou převážně tvořeny jedním či několika málo dominantními druhy rudistů (nápadní jsou zejména hippuritidi a radiolitidi), asociovaný bentos je velmi vzácný. Obvykle se vyvíjely v oblastech karbonátových platforem chráněných před silnými vlnami a prouděním (Gili a Götz, 2018).

### 6.3.2 „Clinger rudist lithosomes“ (CRL)

Horninová tělesa tvořená „clingers“ obsahují variabilní směs rudistových schránek v bahnitěm sedimentu. Schránky jedinců rostly přitměleny k dalším schránkám či méně často k tvrdému substrátu (skalnaté podloží, hardground). Po úmrtí jedince schránky často zůstaly na místě, ale ne nutně v růstové pozici. Nejčastěji jsou pozorované lithosomy složené z blízkých až hustě

shluklých paraautochtonních až autochtonních schránek. Jen vzácně jedinci formují integrované, provázané struktury, a pouze velmi vzácně se vyskytuje několik schránek lokálně přitmělených k sobě (Gili a Götz, 2018).

CRL prosperovali v klidném až středně dynamickém prostředí s nízkými rychlostmi akumulace sedimentu. Druhová diversita byla velmi nízká (nápadné lithosomy jsou tvořeny requieniidy) a asociovaná mikrofauna byla obvykle vzácná. Pravděpodobně se vyskytovaly v okrajových prostředích, kde byly ostatní bezobratlí z různých důvodů limitováni. CRL jsou produktem epozodické sukcese růstu, obvykle mají tabulární tvar metrových mocností a variabilní laterální rozsah (Gili a Götz, 2018).

### 6.3.3 „Recumbent rudist lithosomes“ (RRL)

Na rozdíl od obou předchozích typů jsou dobře zachované schránky vzácné. Vlivem jimi preferovaného dynamického prostředí vystaveného vlnění a proudění jsou zachované většinou jako více či méně transportované asociace schránek. RRL obvykle sestávají z akumulací paraautochtonních až alochtonních schránek a jejich fragmentů v písčité až bahnitě matrici (Gili a Götz, 2018).

Vzácné případy nálezů kompletních jedinců v růstové pozici ukazují, že RECUMBENTS mohli tvořit středně husté shluky, ale jednotlivé schránky nebyly v kontaktu (Gili, Masse a Skelton, 1995).

### 6.3.4 „Coral-rudist lithosomes“ (C-RL)

Ač se ve spodní křídě poměrně hojně vyskytují koráli i rudisti, obě skupiny většinou obývají oddělený habitat (Scott, 1995). Příklady popsaných spodnokřídových C-RL je tedy poměrně málo (Gili a Götz, 2018). Jedním z nich je korálovo-řasovo-rudistový „patch reef“ z jihovýchodní Arizony ze spodního albu, kde lamelární koráli tvoří rámec útesu, jež je inkrustován sinicemi a řasami. Mezi korály se pak vyskytují RECUMBENT caprinidi spočívající volně na substrátu, na okrajích se pak monopleuridi, a v zaútesovém prostředí se vyskytují „bouquets“ tvořené „elevators“ a „recumbents“ (Scott, 1981).

Častěji jsou C-RL dokumentovány ze svrchní křídly, kdy jsou dominantními organismy koloniální deskovití až kupolovití koráli (méně často např. větvení) a hippuritidi, méně často pak radiolitidi, plagiptychidi a requieniidi. Doprovodná makrofauna zahrnuje občasné enkrustující a vzácné větevnaté chaetetidní spongie, brachiopody, echinoidy, gastropody, další mlže, vápnité řasy a bentické foraminifery. Základní hmota sedimentu je variabilní, od jemně

po středně zrnité bioklasty. Většinou se makrofauna nachází v růstové pozici, může být řídko rozptýlená či v relativně hustých shlucích (Gili a Götz, 2018).

Tento popis se podle citované publikace týká post-cenomanských lithosomů. Avšak v této práci zpracovávané lokality poměrně přesně odpovídají popisu v předchozím odstavci. Je tedy možné, že se, na základě analýzy studovaných lokalit, tento typ lithosomů vyskytuje už od svrchního cenomanu.

Vysoká diversita korálů i rudistů, různorodost doprovodné fauny a obvyklé zachování v růstové pozici jsou indikátory relativně klidného prostředí s dobrou cirkulací vody. Většina studií C-RL je asociuje s okraji platform, prostředím níže položeným směrem ke kontinentálnímu svahu, než pouze rudisty dominované asociace (Gili a Götz, 2018).

#### **6.4 Ontogeneze rudistů**

Jakožto mlži, rudisti se pravděpodobně rozmnožovali pohlavně (Gili, Masse a Skelton, 1995).

V prvotním stadiu juvenilů planktonní larva přisedne ke tvrdému substrátu (např. ke skalnatému podkladu či fragmentu jiné schránky), poté už je vývoj variabilní. A to jak v životních strategiích, tak růstu schránek. Některé taxony tvořící velké schránky (jako např. rod *Vaccinites*) byly pravděpodobně K-stratégové, zatímco jiné skupiny s menšími schránkami (hippuritidi či radiolitidi) měli blíže k r-stratégům.

Některým formám zůstává schopnost přitmělení (např. k sousednímu jedinci) i ve stádiu dospělce, jiné tuto schopnost ztrácí (mnozí „recumbents“) (Gili, Masse a Skelton, 1995).

Plastický růst schránky rudistů byl jejich jediným způsobem přizpůsobování se environmentálním tlakům (Skelton a Gili, 2002).

#### **6.5 Příjem potravy**

Jako většina ostatních mlžů, byli i rudisti filtrátoři. Pravděpodobně se živili fytoplanktonem a dalšími částicemi v suspenzi (bakteriemi, organickým detritem), získávaných z vodního proudu (Gili a Götz, 2018). Některé skupiny (např. hippuritidi) měli pro filtrování částic přizpůsobený systém pórů a kanálků ve svrchní misce, kam si mohli pomocí žaber vhnět vodu (Skelton, 1976).

Schopnost tvorby velkých schránek pomocí relativně malého těla vedla některé autory k domněnce, že rudisti měli ve své tkáni symbiotické zooxantely (Gili a Götz, 2018).

### 6.5.1 Endosymbióza

Kauffman a Johnson (1988) postulují symbiotické vztahy pro různé pokročilé (radiolitidi, hippuritidi), a v omezené míře pro méně pokročilé (caprinidi, caprotinidi) skupiny. Svůj názor zakládají na změnách způsobu otevírání schránek a vývoji morfologie svrchní misky (redukce její velikosti a tloušťky až k tenkému, průsvitnému či perforovanému víčku), aby bylo možné vystavení pláštěvé tkáně slunečnímu svitu (takto modifikovaní jsou např. hippuritidi).

Případná endosymbióza mohla mít tyto výhody (Kauffman a Johnson, 1988):

- 1) Zrychlení růstu schránek rudistů (díky výhodné fyziologické roli ve srážení karbonátových schránek)
- 2) Zajištění vnitřního zdroje živin rudistům v jinak živinami chudém tropickém prostředí
- 3) Symbiotickými interakcemi vyvolaná expanze pláště mohla též znamenat nárůst jeho role ve vnímání okolí i chemických aktivitách spojených s kompeticí s ostatními organismy obývajícími útesové prostředí

Proti tomuto názoru se staví Gili, Masse a Skelton (1995), podle nichž je teorie relativně přijatelná pro některé druhy rudistů, ale pro většinu není žádný důkaz pro optimální vystavení tkáně pláště světlu. Obecně byli rudisti, jakožto filtrátoři adaptovaní spíše na prostředí bohaté živinami, a tedy nevhodné k endosymbiotickým interakcím. Např. zmiňovaná skupina hippuritidů prosperovala často v mesotrofním prostředí na siliciklastických šelfech s turbulentním prouděním. Jejich distribuce tedy nepodporuje teorii endosymbiózy (Steuber a Löser, 2000). Studium očekávaného vitálního efektu způsobeného endosymbiotickými vztahy pomocí izotopových analýz dosud nedospělo k jednoznačným výsledkům (Gili a Götz, 2018), ovšem tento způsob náhledu na problematiku zasluhuje další výzkum.

## 6.6 Teorie vysvětlující nahrazení korálů rudisty

Během spodní křídy došlo k postupnému úbytku korálových společenstev a nástupu horninových těles tvořených rudisty. Ten je vysvětlován pomocí dvou teorií (Scott, 1988):

- 1) Environmentální faktory, jako je klima, substrát, obsah živin, eustatické pohyby apod. nevyhovovaly více stenotypním korálovým společenstvům, a způsobily tak jejich ústup a současné rozšíření relativně eurytypních rudistů do uvolněného šelfového prostředí
- 2) Biotické interakce, jako je kompetice, rychlost růstu schránek a přizpůsobení se prostředí mohly upřednostnit rudisty nad korály

Teorie kompetitivního nahrazení, koncept Kauffmana a Johnson (1988) je založen na následujících tvrzeních:

- 1) Rudistová společenstva se vyskytují v podobných podmínkách jako současná korálová

- 2) Rudisti si vyvinuli soubor adaptací, aby mohli úspěšně tvořit rámce útesů (vytvořili si tělní plán morfologicky a ekologicky konvergentní s úspěšnými fanerozoickými skupinami tvořící pravé útesy)
- 3) Horninová tělesa tvořená rudisty reprezentují křídové útesy
- 4) Tedy došlo k vytlačení korálů rudisty z útesového prostředí během aptu až albu

Další autoři však proti této teorii vznášejí řadu námitek, např. Gili, Masse a Skelton (1995):

- 1) Nároky na obsah živin v okolí se pro obě skupiny různí. Rudisti byly na rozdíl od korálů filtrátory, a tedy mohli prosperovat v živinami obohacených vodách
- 2) Rudistová společenstva většinou netvoří pevný rámec, nejsou provázaná epibionty a netvoří vlnění odolné struktury
- 3) Útes není adekvátní označení rudisty tvořených horninových těles
- 4) Ekologických kontrastů je příliš mnoho, a tedy autoři upřednostňují alternativní hypotézu kladoucí důraz na environmentální faktory znevýhodňující korálová společenstva

Ačkoli Kauffman a Johnson (1988) uznávají roli environmentálních faktorů jako je eustatický zdvih a globální oteplení, či výkyvy salinity ve spodnokřídových mořích, pokládají je pouze za jeden z impulsů k oslabení korálových společenstev, a tedy za faktor znevýhodňující rudisty v mezidruhové kompetici.

Alternativní hypotéza pokládá za zodpovědné environmentální faktory. Jura a křída byly obdobími, kdy byl v oceánech upřednostněn vznik kalcitu nad aragonitem, což mohlo znevýhodnit korály s jejich aragonitovou schránkou (Scott, 1988). Eustatický zdvih, který vyvolal okamžitý růst obsahu živin ve vodě a jejich následný úbytek vlivem spotřeby ze zatopeného terestrického zdroje (Scott, 1995) mohl mít negativní vliv na korálová společenstva, stejně jako zvýšená turbidita, zejména kvůli poškození symbiotických se zelenými řasami (Hallock a Schlager, 1986).

Tuto hypotézu podporují i nálezy (ač geograficky omezené) korálovo-rudistových společenstev ve svrchní křídě v mělkém, dynamickém prostředí, která mohla sloužit jako refugia korálů. Korálová společenstva spodní křídly, vyskytující se zejména na okrajích platform směřem k oceánu, mohla být oslabována fluktuacemi živin, a zároveň přijít o svůj habitat vlivem zdvihu mořské hladiny. Oproti tomu rudisti, nejprve se vyskytující ve vnitřním, chráněném prostředí šelfů, mohli být těmito environmentálními změnami dotčeni méně (zvláště pokud je možná nepřítomnost symbiotických asociací učinila méně citlivými k fluktuacím množství živin, (Ross a Skelton, 1993), a odtud se rozšiřovat do uvolněného prostředí zbytků šelfu (Scott *et al.*, 1990).

S největší pravděpodobností byly za větší výskyt rudistů a zmenšující se výskyt korálů v průběhu křídy zodpovědné environmetnální faktory (Scott, 1984). K soutěži totiž dochází, pokud druhy využívají týchž zdrojů prostředí. Vzhledem k jiným zdrojům potravy (koráli se živí zooplanktonem, rudisti fytoplanktonem), neokupovaly tyto dvě skupiny stejnou ekologickou niku (Scott, 1995), nebyly na stejné pozici v trofické struktuře společenstev, a nemohli tedy soupeřit ani o tentýž habitat, ani o stejné živiny (Scott, 1984).

Vývoj rudistů a jejich morfologické adaptace je tedy pravděpodobně neposouvají směrem ke tvorbě rámce útesů, ale jsou sérií adaptivních radiací prosperujících na substrátu tvořeném sedimentem, jež dominoval karbonátovým platformám křídy (Gili, Masse a Skelton, 1995).

## 7 MORFOLOGIE RUDISTŮ

Rudisti jsou mlži s nestejnými miskami (Počta, 1889). Popis jejich morfologie je založen na srovnání jejich schránek se schránkami recentních zástupců čeledi Chamidae (Perkins, 1969).

### 7.1 Zuby zámku

Misky jsou spojeny zámkovým ústrojím, jedna z nich (tzv. dvojzubá) nese dva zuby zámkové, oddělené od sebe jamkou pro zub druhé misky (obr. 9b). Jeden označujeme jako přední zub (obr. 9a, 10a) a druhý jako zadní zub (obr. 9a', 10a'), který se nachází blíže k okraji misky. Druhá miska (tzv. jednozubá) má střední zámkový zub, po jehož stranách jsou jamky pro zuby protilehlé misky (Počta, 1889).

### 7.2 Způsob přitmělení misek

Alespoň v juvenilním stadiu jsou všichni jedinci přitmělení jednou z misek k substrátu (Gili a Götz, 2018), rozlišujeme dva způsoby přitmělení rudistů. Přitmělení levou miskou je označované jako „normální“, pravou jako „inverzní“. U některých skupin, zvláště pak u těch s jednou miskou kónickou a druhou víčkovitou je nemožné rozlišit pravou a levou misku, přitmělení tou nebo onou je tedy pouze předpokládáno (pravou např. pro hippuritidy, levou např. u requieniidů) aby bylo možno uplatnit termíny dorzální, ventrální, anteriorní a posteriorní část schránky. Při popisu schránek se tedy spíše upřednostňuje rozlišení na přitmělenou („attached valve“) a volnou misku („free valve“) (Perkins, 1969).

### 7.3 Ligament

Ligament není u fosilizovaných schránek zachovaný, avšak jeho původní pozice a tvar je v záznamu zřejmý. Buď v podobě rýhy (obr. 10e; např. u rodu *Radiolites*, kde ligament pravděpodobně pozbyl funkce či drážky na vnější straně schránky (např. u rodu *Plagioptychus* (obr. 9e), dutinou uvnitř stěny schránky (např. na volné misce rodu *Monopleura*), nebo hřbítkem či jamkou na vnitřní straně schránky (např. u přitmelené misky rodu *Sauvagesia*). U některých taxonů (např. u některých druhů rodu *Hippurites*) může pak ligament úplně chybět (Perkins, 1969).

Pozici ligamentu odpovídá i postavení zubů zámkového ústrojí. Chybí-li vůbec, nebo je-li vnitřní v podobě rýhy, jsou zuby kuželovité, dlouhé, rovné, schránka se otevírá vysunutím víčka pomocí svalů vzhůru. Zuby pravděpodobně ze svých jamek zcela nevycházely. Je-li ligament vnější, otevírají se misky jednou stranou, zuby pak nejsou příliš dlouhé, zadní bývá kratší než přední a zahnutý směrem k ligamentu (Počta, 1889).

### 7.4 Hlavní dutina

Dutina ve schránce rudistů (obr.9: c) je celistvá nebo rozdělená na více částí. V obou miskách může být podobné velikosti (např. u diceratidů či mnoha caprinidů), nebo může být dutina v přitmelené misce prodloužená a ve volné misce (redukované ve víčko) pouze jako mělká deprese (např. u některých radiolitidů či hippuritidů). Relativně k objemu schránky může být dutina velká (např. u caprotinidů), nebo malá (např. u radiolitidů). Může procházet celou schránkou, od báze přitmelení k okraji, nebo může být rozdělena příčnými tabulemi, které uzavírají dříve zformované části schránky a zůstávají jako prázdné komory. V takovém případě je prostor pro živočicha redukovaný, jedinec byl tedy v poměru ke schránce malý (mnozí hippuritidi) (Perkins, 1969).

### 7.5 Akcesorické dutiny

Akcesorické dutiny jsou výrazné hlavně u caprotinidů a caprinidů, kde oddělují přední i zadní svalový vtisk a zuby od stěny schránky. Na průřezu jsou obvykle oválné až srpkovité, mohou být velmi redukované (Perkins, 1969). Vyskytují se zejména ve volné misce, mohou být tedy vykládány jako prostředek k odlehčení svrchní misky, víčka, k ulehčení jeho otevírání. Vyskytují-li se v přitmelené misce, je možné, že umožňovaly růst schránky do větších velikostí při stejné rychlosti růstu za využití méně prostředků (Počta, 1889).

## 7.6 Paliální kanály

Tenkostěnné chodby ve stěně schránky, označované jako paliální kanály (obr. 9f), se mohou vyskytovat v obou či pouze jedné misce (charakteristické jsou např. pro caprinidy či plagiptychidy, Počta (1889), nebo dokonce v zámkových zubech (např. u rodu *Titanosarcolites*). Příčky mohou být pravidelně či nepravidelně uspořádané, jednoduché, nebo větvené – jednou či víckrát. Jejich původ je odvozován od akcesorických dutin, stejně jako jejich význam pro růst schránky za využití méně prostředků (Perkins, 1969).

## 7.7 Svalové vtisky

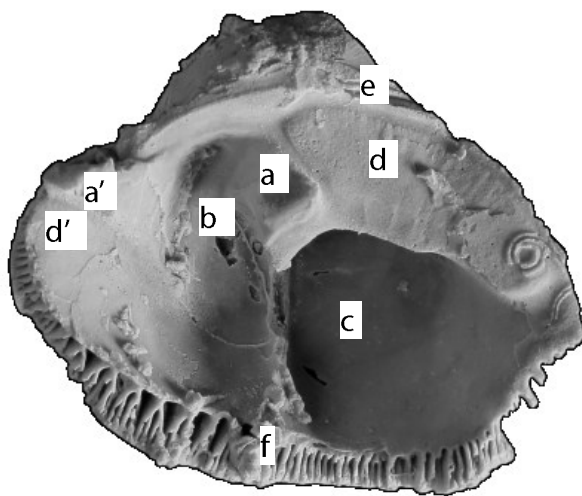
Pohyb misek byl zajištěn pomocí dvou svalů, jejichž původní pozici značí ve schránkách zachované svalové vtisky, přední (obr.9d, 10d) a zadní (obr.9d',10d') (Perkins, 1969). Bývají vejčité, nezřetelně naznačené, ploché či vyduťté, někdy mají podobu výrazných násadců (Počta, 1889). Nemusí být symetrické, u jednoho jedince se může vyskytovat rozdílný typ vtisků, ať už obou misek či v rámci jedné misky (Perkins, 1969).

## 7.8 Stěna schránky

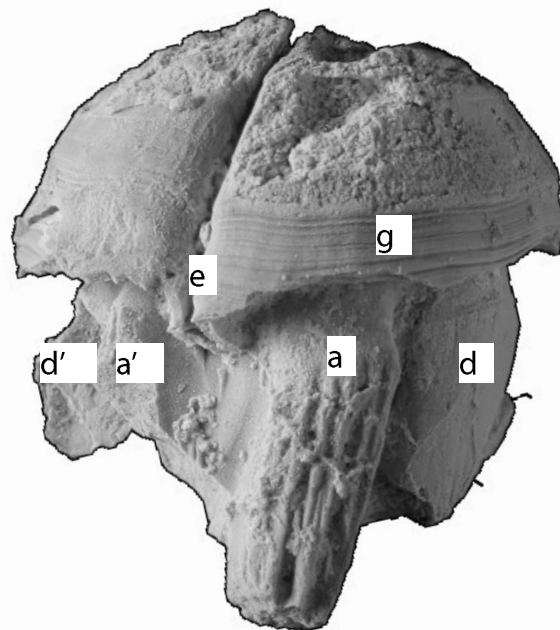
Stěna schránky rudistů sestává ze dvou vrstev, vnější kalcitové (s nízkým obsahem hořčíku) a vnitřní, původně tvořené aragonitem (Steuber, 2000). Původně kompaktní, prizmatická či celuloprizmatická mikrostruktura kalcitové vrstvy je často zachovaná, jen částečně rekrystalizovaná. Oproti tomu původně aragonitová vrstva bývá obvykle během diagenetických procesů rozpuštěná, či jsou zachované pouze pozůstatky původní lamelární mikrostruktury (Al-Aasm a Veizer, 1986).

## 7.9 Ornamentace

Na schránkách rudistů jsou patrné vnější struktury, příčné i podélné žebrování, koncentrické lamely, či hřbítky (Kauffman a Johnson, 1988). Většinou jsou zřejmé i přírůstkové linie (obr. 10g), které někdy zaznamenávají roky, měsíce, případně i dny přirůstání schránek (Panella a MacClintock, 1968). Funkčně mohla být ornamentace důležitá pro zesílení schránky, či pro stabilizaci schránek rudistů v sedimentu (Kauffman a Johnson, 1988).



Obr. 9. Svrchní miska druhu *Plagioptychus haueri*. a) přední zub, a') zadní zub, b) jamka pro zub spodní misky, c) hlavní dutina, d) přední svalový vtisk, d') zadní svalový vtisk, e) otisk ligamentu, f) paliální kanály



Obr. 10. Svrchní miska druhu *Radiolites bohemicus*. a) přední zub, a') část zadního zubu, d) přední svalový násadec, e) pozůstatek ligamentu v podobě rýhy, g) přírůstkové linie

## 8 SYSTEMATICKÁ ČÁST

**Třída BIVALVIA Linnaeus, 1758**

**Podtřída HETERODONTA Neumayr, 1884**

**Řád HIPURITIDA Newell, 1965 [Syn. Rudistæ Lamarck, 1819 (Dechaseaux, 1952)]**

**Podřád RADIOLITIDINA Skelton, 2013**

**Nadčeleď RADIOLITODIDEA d'Orbigny, 1847**

**Čeleď CAPROTINIDAE Gray, 1848**

### 8.1 Rod CAPROTINA D'Orbigny, 1842

Diagnóza: Spodní (pravá) miska je kuželovitá, směrem k bázi přitmělení zašpičatělá, přibližně kruhového průřezu. Ligament probíhá po celé délce misky v podobě rýhy. Miska nese zploštělý zub, po jehož stranách leží jamky pro zuby svrchní misky. Za jamkou pro zadní zub je malá přídatná dutina pro výrazný svalový násadec svrchní misky. Oba svalově vtisky jsou nezřetelně omezené. Vnitřní stěna schránky je jemně vodorovně, nestejně rýhovaná. Svrchní (levá) miska je víčkovitá, u mladších jedinců plošší, později s výraznějším vrcholem. Od okraje k vrcholu probíhá ligament. Přední zub je delší, mezi oběma leží podélná jamka pro zub spodní misky. Přední svalový vtisk plochý, zadní na výrazném svalovém násadci (Počta, 1889).

Typový druh: *Caprina striata* D'Orbigny, 1840

***Caprotina aculeata* (Počta, 1889)**

Tab. 3, c.

1887 *Monopleura marcida* (White, 1884) – POČTA: str. 204

1889 *Caprotina aculeata* nov. spec. – POČTA: str. 46, Tab.2. obr.9, 10

1911 *Caprotina aculeata* Počta, 1889 – FRÍČ: str. 50

1934 *Caprotina aculeata* Počta, 1889 – KUTASSY: str. 135

Holotyp: Určený Počtou (1889) jako *Caprotina aculeata*. Popsán na str. 46, vyobrazen na tabuli 2. obr.9, 10.

Materiál: Po jednom exempláři z obou lokalit (Písečný vrch a Na Stínadlech)

Popis: Spodní (pravá) miska kuželovitá, prodloužená, pozvolna se zužuje k bázi přitmělení, končí delší špicí. Ve spodní části stočená, lehce zahnutá. Na povrchu je schránka nepravidelně zprohýbaná, ve svrchní části pod zámkovým okrajem nepravidelně ztloustlá. Vnitřní stěna misky je na povrchu jemně vodorovně rýhovaná, vnější stěna se obvykle zachovává v úlomcích, v materiálu přítomná není. Ligament probíhá od zámkového okraje po bázi přitmělení. Zub spodní misky je plochý, listovitý, jamka pro přední zub svrchní misky je nehluboká, jamka pro zadní zub je mělká než dutina pro svalový násadec. Svrchní miska druhu není známá.

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman

Geografické rozšíření: Česká Republika, lokality Radovesnice (Počta, 1889), Písečný vrch a Na Stínadlech (tato práce).

Vztahy a poznámky: Počta (1887) nejprve ve své předběžné zprávě řadí nálezy z lokality Radovesnice k druhu *Monopleura marcida* White. Po určení příslušnosti tvaru schránky tohoto druhu k rodu *Monopleura*, a vzhledem ke znakům českých nálezů, radícím je jednoznačně k rodu *Caprotina*, považoval Počta (1889) za nezbytné zvolit jiné pojmenování.

Dva exempláře z materiálu řadím k tomuto druhu na základě charakteristických znaků spodní misky, jejího tvaru a typického stočení.

### ***Caprotina aff. sinuata* Počta, 1889**

Tab. 3, a.

1989 *Caprotina sinuata* nov. spec. – POČTA: str. 48, Tab.2. obr.21, Tab.3 obr.2,3

1911 *Caprotina sinuata* Počta, 1889 – FRIC: str. 51

1934 *Caprotina sinuata* Počta, 1889 – KUTASSY: str. 139

Holotyp: Určený roku 1889 Počtou jako *Caprotina sinuata* (str. 48, Tab.2. obr.21, Tab.3 obr.2,3).

Materiál: Jeden exemplář spodní misky druhu *Caprotina sinuata* z lokality Písečný vrch.

Popis: Spodní (pravá) miska je kuželovitá, ve spodní části úzká, zašpicatělá, tvoří téměř stvol, nad nímž je směrem k obústí silně zduřelá. Ve svrchní části je poměrně široká. Stěna misky je na přední straně silně prohnutá až v patrnou prohlubeň, obústí je tak velmi nepravidelné. Zvláště v prohnutí je patrné výrazné vodorovné rýhování vnitřní stěny misky. Vnější stěna misky zachovaná není. Ligament má podobu rýhy, probíhá od zámkového okraje k bázi přitmělení, nachází se na úzké hraně tvořené prohnutím misky. Zub spodní misky je tenký, listovitý. Jamky pro oba zuby svrchní misky jsou mělké, stejně jako přídavná dutina pro svalový násadec. Přední svalový vtisk je malý, nezřetelně ohraničený. Svrchní (levé) misky se obecně zachovávají ojedinele, v materiálu se nevyskytují.

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman

Geografické rozšíření: Česká Republika, lokality Radovesnice (Počta, 1889) a Písečný vrch (tato práce).

Vztahy a poznámky: Druh je stanoven na základě podoby spodní misky, jejího charakteristického zúžení ve spodní části a typické prohlubně v přední části. Studovaný exemplář připomíná tento taxon, nicméně s ohledem na ojedinečnost nálezu ponechávám v otevřené nomenklatuře.

Doposud znám pouze z lokality Radovesnice, tímto nálezem lze výskyt druhu rozšířit i na lokalitu Písečný vrch.

### Čeleď MONOPLEURIDAE Munier-Chalmas, 1873

#### 8.2 Rod PETALODONTIA Počta, 1889

Diagnóza: Spodní (pravá) miska je kuželovitá, se slabě zahnutým vrcholem, je známá pouze u jednoho druhu, *Petalodontia germari* (Geinitz, 1840). Obústí je vejčité, stěna misky je složena z většího počtu vrstev, ligament vnitřní. Svrchní (levá) miska je okrouhle čtyřhranná nebo vejčitá, plochá, většinou tenká. Na povrchu nese soustředné přírůstkové linie, vrchol je naznačen slabým ztluštěním misky. Od vrcholu k protilehlému okraji vede někdy více jindy

méně výrazný val. Rýha, kterou tvoří ligament je nezřetelná. Na vnitřní straně je rozsáhlá dutina pro živočicha, obvykle čtyřhranného obrysu, která zaujímá více než polovinu misky a je ohraničena listovitou obrubou. V té se u vrcholu nachází jamka pro zub spodní misky, na ní zuby, umístěny rovnoběžně s podélnou osou misky. Tvoří svalové násadce. Přední zub plochý, delší než zadní, těsně k němu přiléhá přední, plochý svalový násadec. Zadní svalový násadec je mohutnější, podélný (Počta, 1889).

Typový druh: *Hippurites germari* Geinitz, 1840

### ***Petalodontia* sp.**

Tab. 3, f.

Materiál: Čtyři svrchní misky rodu *Petalodontia*. Tři z lokality Na Stínadlech a jeden exemplář z lokality Písečný vrch.

Popis: Plochá víčka s valem při okraji a oválným obrysem. Vzhledem ke způsobu zachování nelze měřit rozměry svrchních misek za účelem porovnání.

Vztahy a poznámky: Zachování misek neumožňuje identifikaci do druhu, není viditelné zámkové ústrojí. Avšak charakteristický val a obrys plochých víček bezpečně umožňuje jejich zařazení do rodu *Petalodontia*.

### ***Petalodontia aculeodentata* (Počta, 1889)**

Tab. 3, e.

1889 *Petalodontia aculeodentata* nov.spec. – POČTA, p. 66, Tab.V., Fig.18

1911 *Petalodontia aculeodentata* Počta, 1889 – FRÍČ, p.55

1949 *Petalodontia aculeodentata* Počta, 1889 – KÜHN, p.272

Holotyp: Určený Počtou, roku 1889, jako *Petalodontia aculeodentata*, popsán na straně 66 a vyobrazen na tabuli V. obr.18.

Materiál: Tři svrchní misky druhu *Petalodontia aculeodentata*, jedna z lokality Písečný vrch a dvě z lokality Na Stínadlech.

Popis: Malý druh svrchních (levých) misek (spodní nejsou známy) vejčitého obrysu, někdy lehce asymetrické. Vnější stěna misky je plochá, vrchol nenaznačen, nese po obvodu val a jiné nepravidelné elevace, zřetelné přírůstkové linie, soustředné, někdy velmi výrazné. Na vnitřní straně misky je velká komora pro živočicha, omezená obrubou. Tato dutina zasahuje pod přední zub, postavený na klenutí. Přední zub je vzhledem k malým rozměrům misky velmi dlouhý, zploštělý, samostatný, nepřiléhající k přednímu svalovému násadci. Zadní zub menší, též samostatný. Jamka pro zub spodní misky mezi oběma zuby. Otisk předního svalu je dlouhý, vyvýšený, oddělený od okraje misky rýhou. Zadní svalový násadec je kratší, mocný, rovněž omezený rýhou.

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman

Geografické rozšíření: Česká republika, lokality Radovesnice (Počta, 1889), Písečný vrch a Na Stínadlech (tato práce).

Vztahy a poznámky: Rod je, vzhledem k charakteru svrchních misek, morfologicky nejvíce podobný rodu *Radiolites*, a to vyvinutými zámkovými zuby a svalovými násadci. Liší se od něj ale postavením zubů zámku vůči ose misky a prostorem mezi nimi pro zub misky spodní (Počta, 1889).

Exempláře z lokality Písečný vrch i Na Stínadlech jsou zachované převážně jako součást horniny, avšak obrys víčka, tvar komory pro živočicha a viditelná část zámkového ústrojí umožňují určení do druhu *Petalodontia aculeodentata*.

### **8.3 Rod SIMACIA Počta, 1889**

Diagnóza: Spodní miska malá, směrem k bázi přitmělení někdy slabě prohnutá, jindy až zavíatá. Vnitřní stěna schránky je na povrchu jemně soustředně rýhovaná. Ligament probíhá v podobě úzké rýhy po celé délce misky. Zub spodní misky je plochý, u starších jedinců menší, stejně jako jamka pro přední zub spodní misky, u mladších jedinců hluboká, u starších mělká. Jamka pro zadní zub není zřetelná, lze tedy usuzovat, že zadní zub svrchní misky je zakrnělý. Svalové vtisky jsou povrchní, u mladších jedinců méně, u starších více zřetelné. Svrchní miska druhu není známá (Počta, 1889).

Typový druh: *Simacia minima* Počta, 1889

**(?)*Simacia minima***

Tab. 3, b.

?1887 *Monopleura minima* nov. spec. – POČTA: str. 203

?1889 *Simacia minima* (Počta, 1887) – POČTA: str. 40, Tab.4 obr.10-17

?1911 *Limacia minima* (Počta, 1887) – FRIČ: str. 50

?1969 *Simacia minima* (Počta, 1887) – ZÁZVORKA: str. 38

Holotyp: Určen a vyobrazen Počtou (1889) na tabuli 4, obr. 10.

Materiál: Jediný exemplář spodní misky z lokality Na Stínadlech.

Popis: Spodní (pravá) miska je vždy zahnutá, většinou stočená. Na povrchu nese nepravidelné plochy, na dorzální stěně probíhá hrana. Vnější vrstva stěny bývá občas zachovaná v úlomcích, vnitřní bývá příčně pruhovaná. Od obústí k bázi přitmělení probíhá ligament v podobě rýhy. Obústí bývá kruhové, někdy nepravidelné. Zub spodní misky je široký, u mladších jedinců plošší, u starších má podobu malého, podélného hrbolu. Jamka pro zub přední misky je kruhovitá, jamka pro zadní zub chybí. Svalové vtisky jsou ploché, přední bývá jasně omezený, zadní nezřetelný. Svrchní miska druhu není známá (Počta, 1889).

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman

Geografické rozšíření: Česká republika, lokality Radovesnice, Korycany (Počta, 1889) a Na Stínadlech (tato práce).

Vztahy a poznámky: Roku 1887 podal Počta pouze stručný popis druhu *Monopleura minima* (na str. 203), který rozvedl poté r. 1889 při popisu druhu *Simacia minima* (na str. 40). V téže práci také druh prvně vyobrazuje a uvádí lokality výskytu (Radovesnice a Korycany).

Schránka nalezená v materiálu je kuželovitá, směrem k bázi přitmělení stočená, viditelnými znaky odpovídá popisu rodu *Simacia*. Ten zahrnuje pouze druh *Simacia minima* (Počta), je tedy

pravděpodobné, že nález náleží do tohoto svrchnocenomanského druhu. Avšak zámkové ústrojí zachované není, nelze tedy rod ani druh určit s úplnou jistotou.

## Čeleď PLAGIOPTYCHIDAE Douvillé, 1888

### 8.4 Rod PLAGIOPTYCHUS Matheron, 1843

Diagnóza: Spodní (pravá) miska protáhlá, silně stočená až zavíťá má dlouhý střední zub, po jehož obou stranách jsou jamky pro zuby misky svrchní. Svrchní (levá) miska víčkovitá, nahoře vypouklá, s od sebe oddělenými vrstvami (vnitřní a vnější) spojenými větvíciemi se paliálními kanály. Přední zub delší, zadní širší na okraji misky se ohýbá k vnějšímu okraji. Jamka pro zub spodní misky mezi předním zubem a okrajem misky je oddělena od větší tělní dutiny. Přední otisk svalový plochý, vejčité, zadní prodloužený, menší (Počta, 1898).

Typový druh: *Plagiopychus aguilloni* d'Orbigny, 1840

#### *Plagiopychus haueri* (Teller, 1877)

Tab. 1. a-f.

1877 *Caprina haueri* nov. spec., – TELLER: str. 102, Tab.I. obr.9, II. obr.1-6, III. obr.1-2,5

1887 *Plagiopychus haueri* (Teller, 1877) – POČTA: str. 204

1889 *Plagiopychus haueri* (Teller, 1877) – POČTA: str. 55

1911 *Plagiopychus haueri* (Teller, 1877) – FRIČ: str. 52, obr.228

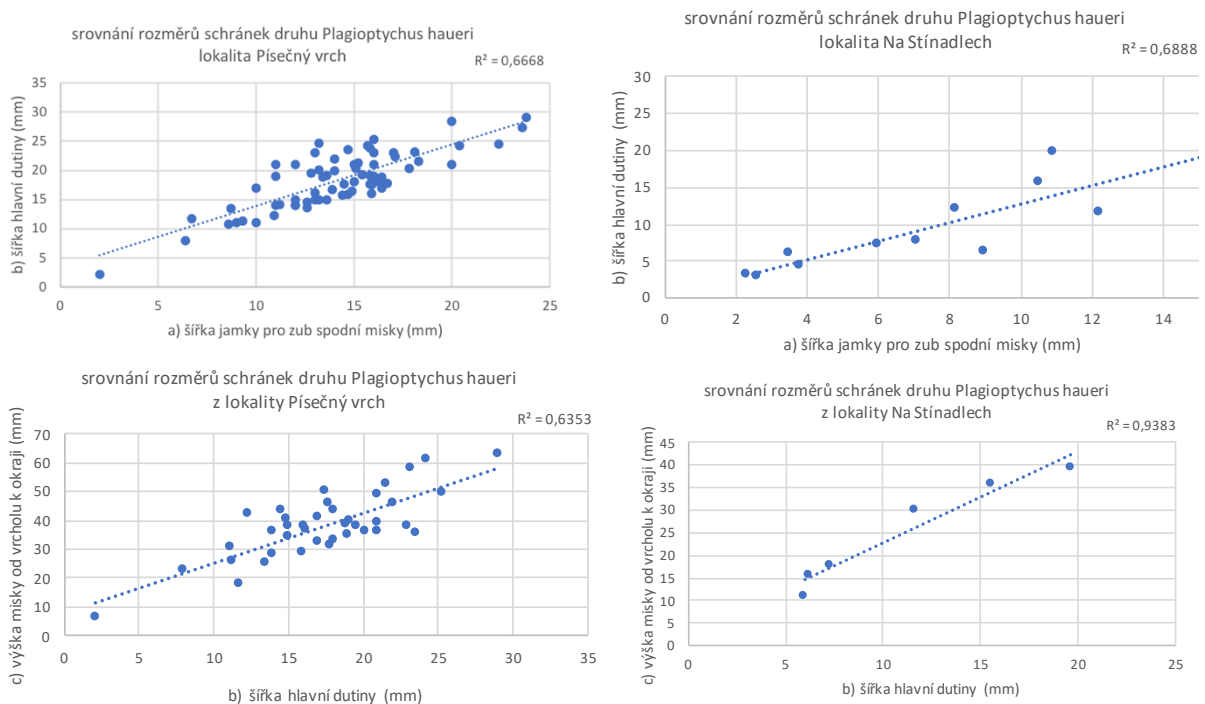
1934 *Plagiopychus haueri* (Teller, 1877) – KUTASSY: str. 174

2004 *Plagiopychus haueri* (Teller, 1877) – STEUBER: str. 113, obr.9

Holotyp: Stanoven Tellerem roku 1877 jako *Caprina Haueri*. Popsán na str. 102, vyobrazen na tabuli I. obr.9, tabuli II. obr.1-6 a tabuli III. obr.1-2, 5.

Materiál: Celkem 1302 více či méně dobře zachovaných svrchních misek druhu. Z toho 595 z lokality Písečný vrch a 707 z lokality Na Stínadlech. Dále 20 spodních misek a tři téměř kompletní schránky z lokality Písečný vrch.

Popis: Průměrné rozměry svrchních misek jedinců z lokality Písečný vrch jsou: jamka pro zub spodní misky (a) 14,5 mm (nejmenší 2 mm, největší 23,8 mm), hlavní dutina (b) 18,6 mm (nejmenší 2,1 mm, největší 31,8 mm) a výška misky (c) 39,7 mm (nejmenší 6 mm, největší 67,2mm). Na lokalitě Na Stínadlech jsou naměřené průměrné hodnoty jamek pro zub spodní misky (a) 10,2 mm (nejmenší 2,3 mm, největší 20,5 mm), hlavní dutiny (b) 9,2 mm (nejmenší 3 mm, největší 19,7 mm) a výšky misek (c) 33,3 mm (nejmenší 5,6 mm, největší 55,2 mm). Spodní (pravá) miska je protáhlá, silně stočená až zavíatá, s výraznými přírůstkovými liniemi. Střední zub je dlouhý, po jeho stranách se nachází jamky pro zuby svrchní misky. Svrchní (levá) víčkovitá miska je při vrcholu vypouklá, vnější stěna schránky je často sedřená, případně vrchol úplně chybí. Na exemplářích se zachovaným okrajem misky je patrné pro druh typické větvení paliálních kanálů – v přední části misky je bifurkace jedna, v zadní převážně dvě. Díky charakteristickým paliálním kanálům lze identifikovat i úlomky svrchních misek, zachované jsou většinou jejich zadní části s dutinou pro zub spodní misky. Přední zub trojúhelníkovitého obrysu se nachází téměř ve středu schránky, rýhou je oddělen od předního svalového vtisku, který je plochý, vejčitého tvaru a od zubu dosahuje k okraji misky. Zadní zub spíše menší, leží mezi jamkou pro zub spodní misky a okrajem schránky, vedle zadního svalového vtisku, jež je menší, často nezřetelně ohraničený. Následující grafy zobrazují rovnoměrný ontogenetický růst schránek druhu, korelační koeficienty ukazují přímou závislost parametrů růstu.



Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman (tato práce) – svrchní turon

Geografické rozšíření: Česká Republika (Teplice) a jediný kompletně zachovaný exemplář z alpské gosauské křidy (gosauské souvrství).

Vztahy a poznámky: Steuber (2004) uvádí dva výskyty druhu *Plagioptychus haueri*. Jediný nález z alpské „Gosau formation“ datuje pomocí stronciových izotopů do svrchního turonu (absolutní stáří 89,2 Ma), a pro teplické nálezy uvádí stáří spodní turon (na základě abstraktu Pezzy a Žitka z r. 1999). Ovšem materiál z lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech se nachází společně s taxony, které nepřekračují hranici cenoman-turon (zástupci rodu *Caprotina*, *Radiolites sanctaebarae*, aj., viz. níže). *Plagioptychus haueri* (a tedy i celá čeleď Plagioptychidae) se tudíž pravděpodobně vyskytuje již od svrchního cenomanu. To by znamenalo, že rod přežívá kritický interval CTBE (Cenomanian-Turonian Boundary Event, globální anoxickou událost) a diversifikuje v mladších svrchnokřídových stupních.

### **Čeleď RADIOLITIDAE d'Orbigny, 1847**

#### **8.5 Rod RADIOLITES Lamarck, 1801**

Diagnóza: Spodní (pravá) miska kónická, s výraznými přírůstkovými liniemi, někdy je přítomen zakrnělý zub, po jehož stranách leží jamky pro zuby svrchní misky. Mezi nimi probíhá pozůstatek ligamentu v podobě rýhy po celé délce misky. Svalové vtisky na násadcích, často vystupují směrem k ventrální straně (Počta, 1898). Svrchní (levá) miska je víčkovitá, často konvexní, někdy plochá či lehce konkávní s mělkou jamkou pro zub spodní misky a dvěma zuby. Přední je mohutnější, zadní menší, kratší. Jsou umístěny mezi výrazně vystupujícími svalovými násadci. Ligament tvoří prohlubeň. Prostor pro živočicha tvoří ze spodu víčka strukturu ve tvaru U (Cestari, 1992).

Typový druh: *Ostracites angeiodes* de Lapeirouse, 1781

### ***Radiolites bohemicus* (Teller, 1877)**

Tab. 2, a-f.

1877 *Sphaerulites bohemicus* nov. spec. – TELLER: str. 100, Tab.I. obr.1-8.

1889 *Radiolites bohemicus* (Teller, 1877) – POČTA: str. 57, Tab.V. obr.7-15.

1911 *Radiolites bohemicus* (Teller, 1877) – FRIČ: str. 52, obr.229.

1949 *Radiolites bohemicus* (Teller, 1877) – KÜHN: str. 276

?2011 *Radiolites bohemicus* (Teller, 1877) – EL-SHAZLY *et al.*: str. 213

Holotyp: Stanoven Tellerem roku 1877 jako *Sphaerulites bohemicus*, popsán na str. 100 a vyobrazen na tabuli I. obr.1-8.

Materiál: Z lokality Na Stínadlech jsou zachované dvě spodní misky, čtyři svrchní misky a tři téměř kompletní schránky. Z lokality Písečný vrch je zachovaných 20 spodních misek, 21 víček a devět schránek s patrnou spodní i svrchní miskou. Materiál je zachován převážně ve formě úlomků.

Popis: V materiálu bylo možné měřit stanovené parametry pouze u svrchních misek z lokality Písečný vrch, na lokalitě Na Stínadlech není materiál dostatečně dobře zachován. Spodní misky nemají zachovanou buď bázi přitmělení, obústí, nebo chybí obé. Naměřené průměrné hodnoty víček jsou: průměr misky (A) 19,4 mm (největší 10,8 mm, nejmenší 30 mm), mocnost víčka (B) 9,2 mm (nejmenší 4,6 mm, největší 14,4 mm) a délka předního zubu (C) 12,7 mm (nejmenší 6,6 mm a největší 25,9). Rozměr zadního zubu byl měřitelný pouze u tří jedinců, u dvou z nich naměřena hodnota 8,6 mm a u jednoho 14 mm.

Tvar spodní (pravé) misky je někdy válcovitý, zužuje se k bázi přitmělení, jindy kuželovitý, s hákovitou spodní částí. Vnější stěna misky má na povrchu výraznou ornamentaci (přirůstkové linie a podélné žebrování), bývá zachována v prstencovitých pruzích, zvláště podél svrchního okraje schránky. Vnitřní vrstva je převážně hladká. Po celé délce misky je viditelné původní umístění ligamentu v podobě rýhy. Obústí je kruhové nebo vejčité, v případě zachované spodní misky bez víčka často ulámané. Většina nálezů spodních misek je zachovaná jako výplně, v takovém případě nejsou viditelné jamky pro zuby ani svalové násadce, které jsou podle těch přítomných na svrchní misce velice šikmé, téměř kolmo postavené. Zámkové ústrojí se nachází ve stěně misky, nezaujímá více než pětinu průměru obústí. Svrchní (levá) víčkovitá miska je někdy méně, někdy více vypouklá až kuželovitě vystouplá s výrazným vrcholem,

kolem něhož jsou viditelné husté přírůstkové linie. Některé jsou výraznější, dělí tak miskou do dvou či tří soustředných pásem. Od okraje k vrcholu probíhá rýha ligamentu, u jedinců s plochým víčkem tvoří zářez, u těch s kuželovitým hlubokou rýhu. Mohutné zuby stojí po stranách rýhy na společné základně podkovovitého tvaru, na níž jsou položeny též svalové násadce. Oba zuby jsou ploché, šikmo postavené k ploše misky a na povrchu silně rýhované (zejména jejich vnější část). Přední zub je mohutnější, ale kratší než zadní. Svalové násadce jsou výrazné, dosahují téměř délky zubů a jsou na povrchu slabě rýhované, zadní bývá delší než přední (díky šikmému uspořádání zámkového ústrojí).

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman – ?spodní turon (Pezza a Žitt, 1999)

Geografické rozšíření: Česká Republika, lokality Písečný vrch (Počta, 1889), Skuč a Korycany (Kühn, 1949), Na Stínadlech (tato práce).

Vztahy a poznámky: Rod *Radiolites* je typický podobou vnější stěny spodní misky, která „sestavá z dutých hranolků“ a ligament je zde naznačen pouze jako sloupek (Počta, 1889). Avšak druh *Radiolites bohemicus* se vnější stěnou blíží spíše rodům z čeledi Caprotinidae či Monopleuridae, je tenká, s podélnými rýhami a přírůstkovými liniemi, probíhá tedy ligament v podobě rýhy po celé délce stěny misky. Odlišuje se i uspořádáním svalových úponů svrchní misky, zatímco u většiny druhů rodu jsou svalové vtisky téměř ploché, *R. bohemicus* má mohutné svalové násadce.

Stratigrafické zařazení druhu *Radiolites bohemicus* je podle většiny autorů (např. Počta, 1889 a Kühn, 1949) svrchní cenoman. Avšak práce Pezzy a Žitta (1999) jej řadí do spodního turonu.

### ***Radiolites sanctaebarae* (Počta, 1889)**

Tab. 3, d.

1869 *Radiolites mammillaris* – FRIC, str. 194

1889 *Radiolites Sanctae Barbarae* nov. spec. – POČTA: str. 60, Tab.I. obr.4-8, VI. obr.14-16.

1911 *Radiolites Sanctae-barborae* (Počta, 1889) – FRIC, str. 54, Fig.232

1949 *Radiolites mamillaris sanctaebarae* (Počta, 1889) – KÜHN, str. 273

2011 *Radiolites sanctaebarae* (Počta, 1889) – EL-SHAZLY *et al.*, str. 213

Holotyp: Určený Počtou roku 1889 jako *Radiolites Sanctae Barbarae*. Popsán na str. 60, vyobrazen na tabuli I. obr.4-8, a na tabuli VI. obr.14-16.

Materiál: Dva otisky spodní misky z lokality Písečný vrch, dobře identifikovatelné díky charakteristickému vlnitému okraji bývalých obústí.

Popis:

Spodní (pravá) miska je kuželovitá, zužuje se k bázi přitmělení. Vnitřní vrstva stěny se nezachovává. Vnější má hranolovitou stavbu, je nepravidelná, v průběhu života jedince postupně přirůstají jednotlivé části, na stěně schránky jsou zřetelná předchozí obústí. U mladých jedinců jsou části přirůstání pravidelné, u starších méně. Obústí je kruhové, s charakteristickým vlnitým okrajem, je zde zřejmé původní umístění ligamentu v podobě rýhy, která vybíhá dovnitř schránky jako lišta, a probíhá po vnitřní straně vnější vrstvy schránky jako sloupek. Svrchní (levá) miska se v materiálu nedochovala. Zámkové ústrojí druhu není známé.

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman.

Geografické rozšíření: Česká republika, lokalita Mezholezy (Počta, 1889), Kutná hora a okolní lokality (El-Shazly *et al.*, 2011) a Písečný vrch (tato práce).

Vztahy a poznámky: Druh byl dříve řazen do druhu *Radiolites mammillaris*, od kterého se ale liší menším možstvím a tvarem stupňovitých částí na svrchní stěně schránky a plošší svrchní miskou (Počta, 1889). V ČKP je taxon znám ze svrchního cenomanu.

### ***Radiolites saxoniae* (Roemer, 1841)**

Tab. 3, g.

1841 *Sphaerulites saxoniae* – ROEMER: str. 35, Tab.7, obr.1

1887 *Sphaerulites saxoniae* (Roemer, 1841) – POČTA: str. 199

1889 *Radiolites saxoniae* (Roemer, 1841) – POČTA: str. 58, Tab.1 obr.10, Tab.5 obr.26,27,  
Tab.6 obr.12,13

1911 *Radiolites saxoniae* (Roemer, 1841) – FRIČ: str. 53, obr.230

1949 *Radiolites saxoniae* (Roemer, 1841) – KÜHN: str. 275

2014 *Radiolites saxoniae* (Roemer, 1841) – NIEBUHR, SCHNEIDER a WILMSEN: str. 153,  
Tab.13 obr.f

Holotyp: Určený r. 1841 Roemerem jako *Sphaerulites saxoniae*, popsán na str. 35, vyobrazen na tabuli 7, obr.1.

Materiál: Po devíti výplních spodních misek druhu z každé ze studovaných lokalit.

Popis: V materiálu není ani v jediném případě zachované obústí, báze přitmělení pouze u dvou exemplářů. Nelze tedy měřit rozměry schránek za účelem jejich porovnání.

Spodní (pravá) miska druhu je kónická, prodloužená, až úzce cylindrická. Většinou rovná, někdy zahnutá na spodním konci. Stěna schránky je více či méně zřetelně podélně zprohýbaná, s jemným podélným žebrováním a spíše nezřetelně naznačeným ligamentem. Většinou jsou na misce zachované části vnitřní vrstvy stěny s výrazným podélným žebrováním, často v podobě prstenců, zejména na její svrchní části. Směrem k obústí se nachází límcovitý okraj misky, charakteristicky vlnitý a rozšiřující se nad zbytek misky téměř kolmo. Obústí zachované není, podle viditelných částí muselo být přibližně kruhové. Vlnitý lem svrchní části misky je většinou nepravidelně zachovaný, přechází v horninu a v případě, že je volný, bývá uražený. Na spodní straně se miska zužuje do tenké špičky, báze přitmělení je ukloněná, menší (přibližně 1mm), většinou nezachovaná.

Stratigrafický rozsah: svrchní cenoman – ?spodní turon (Pezza a Žitt, 1999)

Geografické rozšíření: Česká Republika, lokality Velká ves, Vodolka, Telčice, Chvaletice, Korycany, Holubice, Mezholezy, Debrno, Nakléřov (Počta, 1889), Bílina, Kučlín (Pezza a Žitt,

1999), Písečný vrch a Na Stínadlech (tato práce) a Německo - Sasko, lokalita Tharandter wald (Kühn, 1949).

Vztahy a poznámky: První vyobrazení Roemera z r. 1841 na tabuli č.7 (obr.1) sestává ze tří obrázků. Obr. b) a c) jsou druhem *Radiolites saxoniae*, avšak obr. a) je pravděpodobně jiným druhem (Počta, 1889).

Druh je většinou spodní miský podobný druhu *Radiolites bohemicus*, konkrétně žebrovaním, prstencovitým zachováním stěny schránky a v některých případech tvarem. *Radiolites saxoniae* se však liší charakteristickým vlnitým obústím. To by mohlo být podobné druhu *Radiolites sanctaebarae*, avšak obústí je zachované pouze ve svrchní části misky a jeho tvar je též odlišný. Podle Počty (1889) jsou části starých obústí někdy viditelné i u druhu *Radiolites saxoniae*, ovšem v materiálu z lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech zřejmě nejsou, pravděpodobně díky nedokonalému zachování stěn misek.

## 8.6 Podřád RADIOLITIDINA Skelton, 2013

Materiál: 119 úlomků spodních misek a 33 úlomků svrchních misek z lokality Písečný vrch, 27 úlomků spodních a osm úlomků svrchních misek z lokality Na Stínadlech.

Popis: V materiálu se nachází větší množství úlomků schránek rudistů. Většinou se jedná o malé části stěn misek, báze přitmělení ani obústí zachované nebývá.

Vztahy a poznámky: Úlomky schránek jsou identifikovatelné ať už díky přírůstkovým liniím a ornamentacím výplní misek a zachovaných částí stěn schránek, či otiskům ligamentu. Vzhledem ke způsobu zachování je však nelze zařadit nikam blíže, než do ekologického morfotypu „elevators“, jež se vyskytuje v podřádu Radiolitidina.

## 8.7 Hippuritida indet.

Tab. 3, h.

Materiál: osm exemplářů z lokality Písečný vrch

Popis: Na exemplářích jsou zachované struktury připomínající zámkové zuby svrchních misek jedinců řádu Hippuritida, zahnuté směrem k ligamentu, jehož původní umístění je zřetelné. Oba zuby jsou spojeny s vnitřní stěnou víčka.

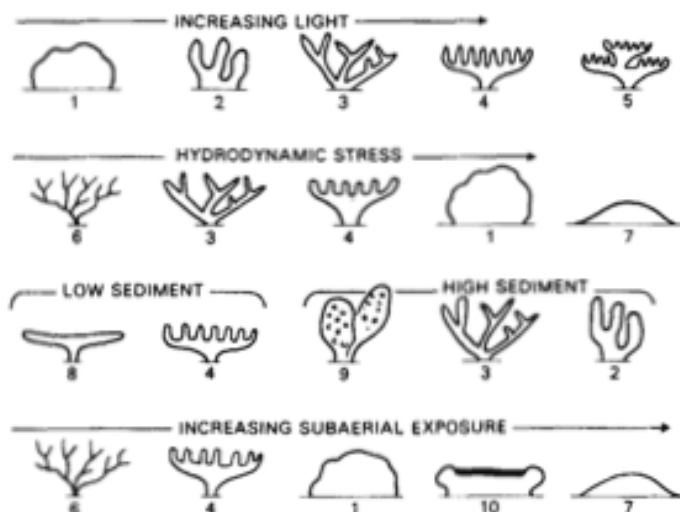
Vztahy a poznámky: Na základě zachovaného otisku ligamentu a víčkovitého tvaru schránky lze materiál určit jako rudisty se znaky, jež je mohou řadit k morfotypu „clingers“, tvarem připomínajícím rody *Caprotina* či *Plagioptychus*. Avšak další znaky zachované nejsou a ty zjevné se nepodobají žádným druhům známým z naší křídy. Materiál tedy nelze blíže zařadit.

## 9 PALEOEkOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA SPOLEČENSTEV RUDISTŮ A KORÁLŮ LOKALIT PÍSEČNÝ VRCH A NA STÍNADLECH:

Z paleoekologického hlediska lze společenstva lokalit Písečný vrch i Na Stínadlech zařadit mezi „coral-rudist lithosomes“, tedy mezi horninová tělesa tvořená korály i rudisty. Společenstva jsou allochtonní, jejich podobu lze proto usuzovat pouze z ekologických nároků jednotlivých ekologických morfortypů (ekomorfotypů).

Z rudistů se nejčastěji vyskytuje rod *Plagioptychus*, který patří do kategorie morfortypu „clingers“, méně se vyskytují, ač výrazně více diverzifikovaní, jedinci morfortypu „elevators“, ponejvíce rodu *Radiolites*, méně pak rody *Caprotina*, *Petalodontia* a *Simacia*.

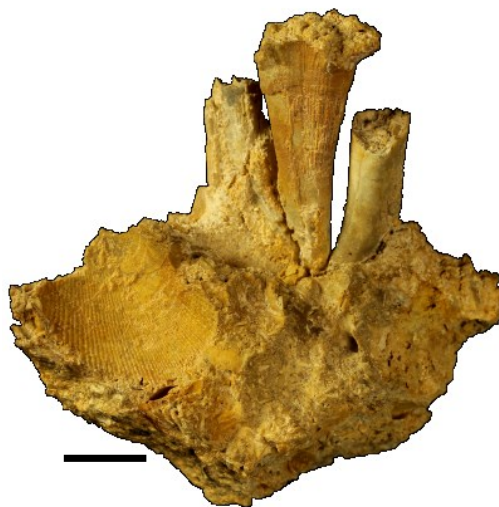
Korály obou lokalit lze pak rozdělit do dvou skupin podle morfortypů, a to 1) kulovité (globose) až povlékavé (encrusters) (Tab.4, a,c) (např. druh *Glenarea cretacea* (Tab.4, c) a 2) větevnaté (branching) až rozvětvené (ramose) (Tab.4, b,d,e) (obr. 6) (např. rod *Dendrophyllia*), s rozdílnými ekologickými nároky.



Obr. 11. Odpovědi jednotlivých morfortypů korálů na environmentální stres. Na studovaných lokalitách se vyskytují morfortypy 1. kulovité formy (globose), 2. rozvětvené formy (ramose), 3. větevnaté formy (branching) a 7. formy povlékavé (encrusting). (převzato z Chappell, 1980).

Ekomorfortyp „clingers“ je přizpůsoben oblastem se stabilním povrchem, tito jedinci se tedy mohli přitmelit přímo k tvrdému povrchu tvořenému tzv. teplickým ryolitem nebo k úlomkům schránek jiných organismů. Upřednostňovali oblasti s žádnou či pouze minimální akumulací sedimentu (tolerovali však např. bouřemi přinášené písky).

Oproti tomu rudisti morfotypu „elevators“ vyžadují stabilní přínos sedimentu, jejich schránka je po počátečním přitmělení k exponovanému tvrdému substrátu (např. úlomku schránky jiného organismu) v sedimentu zakotvena. Vzhledem k tomu, že se jedinci nevyskytují *in situ*, pravděpodobně netvořili větší samostatná horninová tělesa (neboť ta se povětšinou v růstové pozici zachovávají), ale spíše menší skupinky (tzv. „bouquets“, v jednom případě pravděpodobně zachovaný, jedinci se zdají být přitmělení k sobě. Obr.12) nebo se vyskytovali jako solitérní jedinci. Takto žijící „elevators“ upřednostňovali habitaty s nízkou až střední dynamikou prostředí a rychlou sedimentací. Vyhovovalo by jim tedy prostředí „kapes“ i mělčích depresí v ryolitu, kde se mohl ukládat sediment tvořený např. úlomky schránek ostatních organismů.



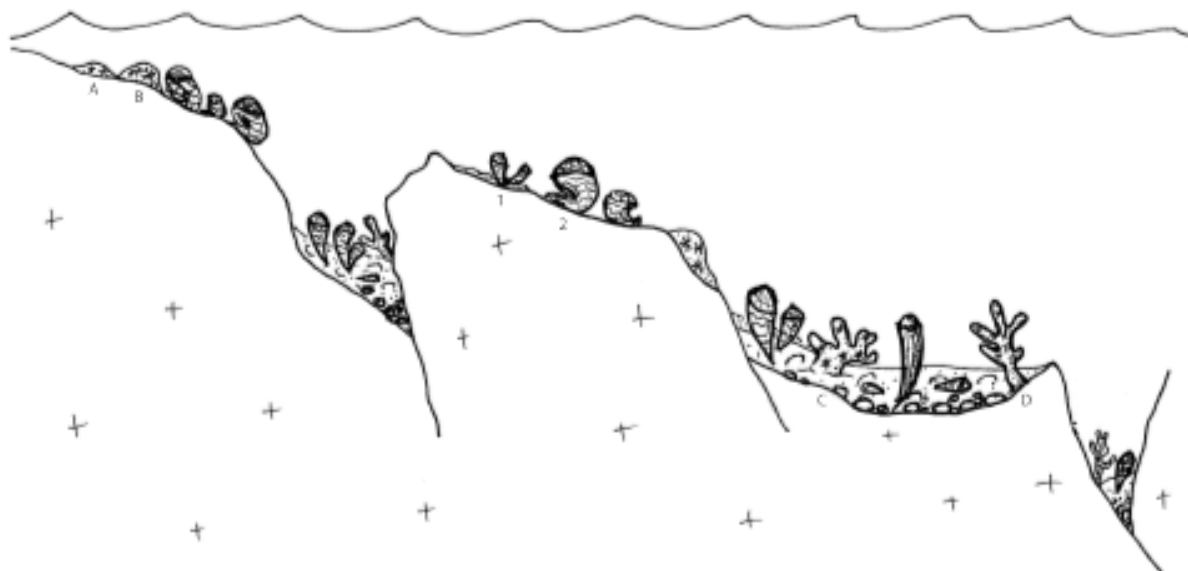
Obr. 12. Tři jedinci (dva z nich určitelní jako druh *Radiolites bohemicus*) tvořící „bouquet“, pravděpodobně vzájemně přitmělení u svých bází.  
Měřítko: 1 cm.

Korálové kolonie kulovitých až povlékavých morfotypů, tolerující vyšší hydrodynamický stres až téměř subaerickou expozici, se mohli vyskytovat v blízkosti březní linie elevací, zatímco morfotypy větvenaté a rozvětvené mohly obývat prostředí podobné jako rudistoví „elevators“. Ke svému růstu totiž potřebují vyšší mocnost okolního sedimentu, méně světla, a v případě větvenatých korálů i nižší hydrodynamický stres.

Vzhledem k tomu, že není zachovaná žádná asociace korálů a rudistů v růstové pozici, nelze určit, jestli tvořili jedni rámeček pro výskyt druhých, jako je tomu u výše popsaného případu ze spodního albu (Scott, 1981). Různorodost nároků na prostředí jednotlivých morfotypů rudistů i korálů však ukazuje spíše na rozptýlené shluky obou skupin v různorodém prostředí, resp. na větší množství ekologických nik v relativně malém prostoru. Druhá diversita dalších organismů také dokládá pestrost prostředí.

Výskyt korálů a rudistů doprovází další, poměrně diversifikovaná makrofauna. V materiálu se nachází velké množství ústřic (např. rodu *Exogyra* s převahou druhu *Exogyra sigmoidea*

(Tab.5, d) a dalších mlžů (např. rody *Neithea* (Tab.5, f), *Lithophaga* (Tab.5 c) či hojní pectenidi), úlomky jehlic ježovek (druhů *Cidaris vesiculosa* (Tab.5, f) a *?sorigneti*), brachiopodi (např. rodu *Cylothyris* (Tab.5, a), jádra gastropodů (např. rodu *Torquesia* (Tab.5 e), serpulidní červi (např. rodu *Cementula* (Tab.5, b) a vrtavé spongie (rodu *Entobia* (Tab.5, b).



Obr. 13. Idealizovaná rekonstrukce společenstev lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech. Vyobrazeno společenstvo korálů: A) povlékavé, B) kulovité, C) rozvětvené, D) větevnaté kolonie a rudistů: 1) ekomorfotyp „clingers“, 2) ekomorfotyp „elevators“.

## 10 DISKUSE

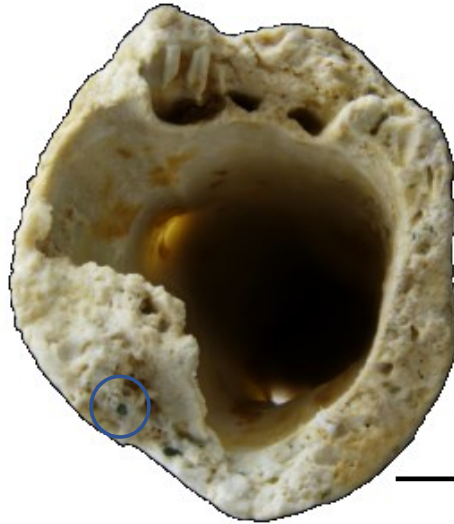
Lokality v okolí Teplic (mezi nimi i Písečný vrch a Na Stínadlech) jsou předmětem zájmu paleontologů i sběratelů už od poloviny 19. století. Jejich stáří se však i přes neutuchající zájem nedařilo uspokojivě stanovit, názory jednotlivých autorů se různí.

Až do 30. let minulého sto let převládal názor, že lokality ležící na „teplickém křemenném porfyru“ pocházejí ze (je-li v publikacích specifikováno) svrchního cenomanu. Po téměř devadesáti letech bych se k tomuto názoru ráda vrátila. Srovnání rudistů vyskytujících se na lokalitách s biostratigrafickými údaji z dalších publikací jasně ukazuje převahu taxonů, jejichž stratigrafický rozsah odpovídá svrchnímu cenomanu.

V literatuře (např. Steuber, 2004) často zmiňovaná publikace Pezzy a Žitta (1999) řadí některé taxony (*Radiolites bohemicus*, *Radiolites saxoniae*) do stupně turonu. Avšak proto, že se jedná pouze o nedohledatelný abstrakt ke konferenci, nelze, myslím, považovat publikaci za relevantní zdroj. Navíc, podle ústního sdělení (Žitt, 2018), nebyla finální podoba abstraktu

konzultována Dr. Pezzou. Tento abstrakt je v současnosti poptán autorkou u Dr. Steubera, s ohledem na to, že ani spoluautor Dr. Žítt tento nevlastní.

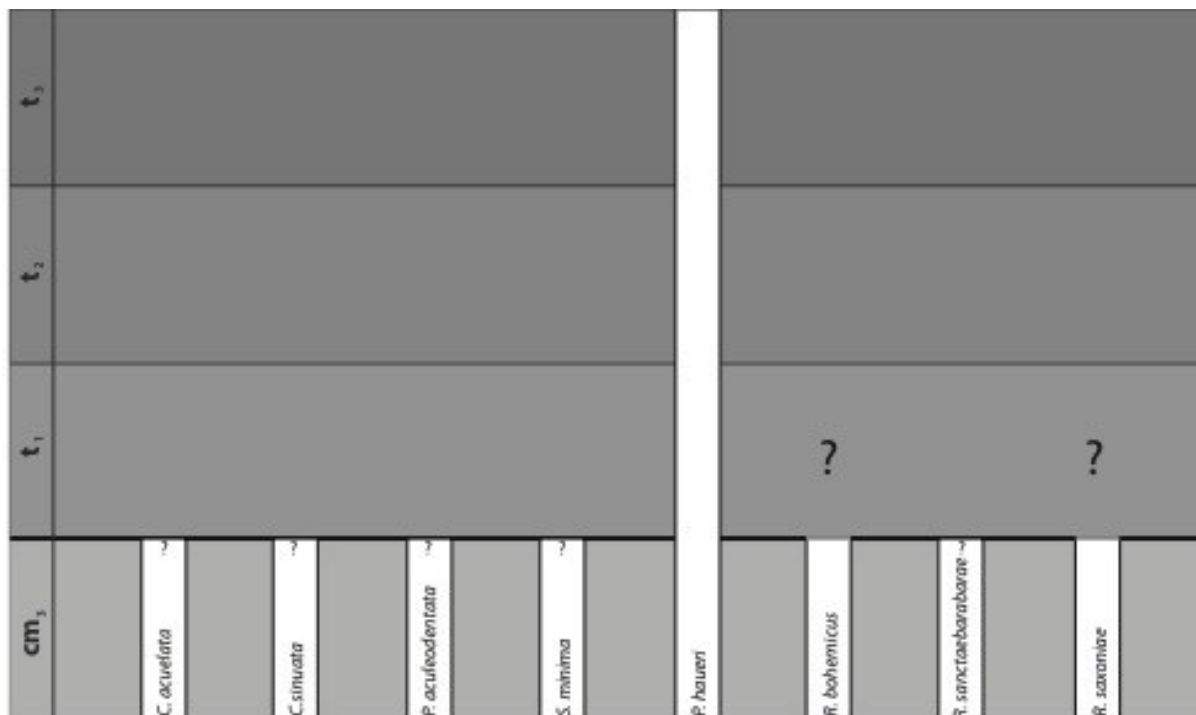
Během studia bylo v rámci studovaného materiálu zjištěna typická asociace ústřic *Exogyra sigmoidea* a ježovek *Cidaris ?sorigneti*. Toto společenstvo je ovšem uváděno jak ze svrchního cenomanu, tak ze spodního i středního turonu jako faciálně závislé (Svoboda, 1996). Jako stratigrafický marker tedy nelze použít. Z hlediska paleoekologie považuje Svoboda (1996) tuto facii za relativně hlubokovodnější (ca 60m), což je ovšem v rozporu se získanými poznatky v rámci společenstev teplického porfyru. Naopak Záruba (1965) považuje tuto facii za litorální, příbojovou. Mělkovodnější prostředí podporuje i nález zrna glaukonitu na jednom exempláři druhu *Radiolites bohemicus* (obr. 14). Nová paleoekologická interpretace na základě habitatů rudistů a korálů je popsána výše.



Obr. 14. Zrno glaukonitu v obústi spodní misky druhu *Radiolites bohemicus*.  
Měřítko: 1mm.

Rudistová společenstva v nedalekém okolí Bílina a Kučlína byla v současnosti revidována a reinterpretována v paleoekologickém a stratigrafickém kontextu Valečkou (2017), který tyto výskyty interpretuje jako otevřené laguny. Sedimenty (konglomeráty, biodetritické vápence, slínovce) zde transgredují ve spodním až středním turonu na krystalinikum, tvořící výraznou elevaci (mostecko-teplická *sensu* Čech a Valečka, 1991). Podle taxonomického složení i pestrosti habitatů se lokality v Teplicích podstatně liší (např. přítomností korálnatců, relativně bohatých echinodermát, aj.). Podle druhového složení rudistů se příkláním k cenomanskému stáří teplických lokalit v rámci této práce (obr. 15). Spodno- a středněturonská společenstva rudistů v okolí Bíliny a Kučlína potřebují taxonomickou revizi, pokud okolnosti zachování dovolí i s využitím izotopové geochemie. Výskyt nejmladších rudistových společenstev v ČKP (Valečka, 2017) v této oblasti je pozoruhodný a zaslouží další výzkum.

Na cenomanské stáří může ukazovat i relativně hojný výskyt korálu druhu *Glenarea cretacea* (Tab.4, c) (diskutováno Löserem a Sklenářem, 2015).



Obr. 15. Stratigrafické rozsahy druhů identifikovaných na lokalitách Písečný vrch a Na Stínadlech. U cenomanských taxonů není jasné, zda stratigraficky dosahují až nejvyššího cenomanu (zóny *Neocardioceras juddii*).

Společenstva rudistů obou studovaných lokalit jsou výrazně diversifikovanější, než se doposud předpokládalo. Většina prací zmiňuje totiž pouze dva druhy, nacházející se na lokalitách, a to *Plagiptychus haueri* a *Radiolites bohemicus*. Ačkoli se tyto druhy vyskytují nejhojněji, různorodost společenstev je daleko větší, v práci je popsáno dalších šest druhů. Ty se ovšem vyskytují v menším množství. *Radiolites saxoniae* se vyskytuje na obou lokalitách ještě v poměrně hojném počtu, ale některé taxony se vyskytují pouze na jedné či druhé lokalitě – *Caprotina* aff. *sinuata* a *Radiolites sanctaebarae* na Písečném vrchu a *?Simacia minima* Na Stínadlech. Obě lokality byly tedy v době svého vzniku oddělenými habitaty s mírně se lišícími společenstvy.

Jedinci společenstev studovaných lokalit jsou v naprosté většině případů zachováni jako allochtonní společenstvo příbojových kapes v teplickém porfyru. Až na jediný případ se jedná o povětšinou úlomky schránek či schránky zachované v celku, ale odlomené od původního místa svého přitmělení. Přesto však lze na základě zachovaného společenstva rudistů a korálů rekonstruovat přibližnou podobu společenstev (viz. výše). Nejlépe odpovídají v literatuře popsaným (Gili a Götz, 2018) „coral-rudist lithosomes“, tedy horninovým tělesům tvořeným rudisty i korály. Vzhledem ke stratigrafickému zařazení lokality se jedná o pravděpodobně nejstarší dosud známá společenstva tohoto druhu.

V těchto „coral-rudist lithosomes“ koexistovaly obě skupiny v pravděpodobně do jisté míry provázaných společenstvech, ale nezdá se, že by byly v jakkoli konkurenčním vztahu. Ačkoli se nachází v tomtéž materiálu, není přítomen jediný exemplář, dokazující jakékoli soupeření obou skupin. Vzorky korálů a rudistů jsou oddělené, zdá se, že každá skupina obývala odlišnou část téhož habitatu. Pokud mají ekomorfortypy podobné ekologické nároky (jako je tomu v případě rudistů typu „elevators“ a větvičích se až rozvětvených korálových kolonií), nacházely se patrně vedle sebe, nikoli však jako konkurenční organismy, nýbrž jako sousední skupinky rudistových „bouquets“ a korálových kolonií. Toto zjištění je v souladu s poznatky publikovanými ve výše zmíněné literatuře.

## 11 ZÁVĚR

Závěry předložené práce vychází ze studia fosilního materiálu ze sbírek Regionálního muzea v Teplicích a Národního muzea v Praze z lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech. Výsledkem této práce je systematická, stratigrafická a paleoekologická interpretace společenstev rudistů.

1) Zjištěná diversita společenstev rudistů obou lokalit je výrazně vyšší než ve většině literatury udávané dva taxony. Tradičně jmenované druhy *Plagiptychus haueri* a *Radiolites boemicus* doprovází *Caprotina aculeata*, *C. aff. sinuata*, *Petalodontia aculeodentata*, ?*Simacia minima*, *Radiolites sanctaebarae* a *R. saxoniae*.

2) Stratigrafické zařazení lokality, dosud kontroverzní, lze na základě studovaných společenstev určit jako svrchní cenoman. Druhy *Caprotina aculeata*, *C. sinuata*, *Petalodontia aculeodentata*, *Simacia minima*, *Radiolites sanctaebarae*, a s největší pravděpodobností i *Radiolites saxoniae* a *Radiolites boemicus* se vyskytují pouze v tomto stupni. Oproti tomu lze počátek výskytu druhu *Plagiptychus haueri*, a tedy i samotného rodu *Plagiptychus*, doposud řazeného do spodního turonu, posunout stratigraficky do svrchního cenomanu.

3) Ze studovaného materiálu lze rekonstruovat paleoekologické nároky zachovaných skupin rudistů a korálů, a definovat společenstvo jako „coral-rudist lithosome“. Zároveň je možné rozdělit jedince z obou skupin do jednotlivých ekologických morfortypů, rudisti tvořili „clingers“ (druh *Plagiptychus haueri*) a „elevators“ (ostatní druhy rudistů) a koráli tvořili kolonie pvlékových až kulovitých a větevnatých až rozvětvených morfortypů.

4) Na obou lokalitách bylo zaznamenáno pravděpodobně nejstarší známé společenstvo typu „coral-rudist lithosome“. Literatura je uvádí až z post-cenomanských sedimentů, avšak stratigrafické zařazení studovaných lokalit dovoluje posunout počátek jejich výskytu do svrchního cenomanu.

5) Ze studovaného, ač alochtonního materiálu, lze na základě paleoekologických nároků jednotlivých skupin interpretovat prostředí jejich výskytu. Jedinci ekomorfotypu rudistů „clingers“ se přitmelovali na pevném substrátu exponovaného teplického ryolitu, zatímco „elevators“ zakotvili své schránky v sedimentu akumulovaném v tzv. kapsách ryolitu. Korálové ekomorfotypy povlékavých až kulovitých kolonií mohly obývat pevný substrát blíže březní linii, v dosahu vlnění, zatímco větvenaté až rozvětvené formy se vyskytovaly v oblastech akumulace sedimentu, spolu s rudistovým morfortypem „elevators“.

6) Společenstva lokalit Písečný vrch a Na Stínadlech obývala velmi členitý reliéf, tvořený teplickým ryolitem na svazích elevací, možná místy vystupujících nad hladinu. Každá skupina byla dobře přizpůsobena rozdílným podmínkám, což mj. svědčí i o rozdílné dynamice prostředí a pestrosti habitatů na relativně malé ploše.

7) S ohledem na velmi dobré zachování morfologických detailů i jemných struktur schránek různých typů organismů vč. Rudistů se domnívám, že transport neprobíhal na větší vzdálenosti a uložení biodetritických sedimentů proběhlo relativně rychle v poměrně dynamickém prostředí.

## 12 SEZNAM LITERATURY

AL-AASM, I. a VEIZER, J. (1986) „Diagenetic stabilization of aragonite and low-Mg calcite; II, Stable isotopes in rudists“, *Journal of Sedimentary Petrology*, 56, s. 763-770.

CHAPPELL, J. (1980) „Coral morphology, diversity and reef growth“, *Nature*, 286, s. 249-252.

CESTARI, R. (1992) „Radiolites dario (Catullo), 1834: A Priority Case in the Radiolitids Taxonomy (Radiolitidae, Hippuritoida)“, *Geologica Romana*, 28, s. 27-47.

ČECH, S. (2011) „Palaeogeography and Stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) – An Overview“, *Geologické výzkumy na Moravě a ve Slezsku*, 18(1), s. 18-21.

ČECH, S. a VALEČKA, J. (1991) „Významné transgrese a regrese v české křídové pánvi“, *Manuskript, Ústřední ústav geologický*, Praha.

ČECH, S. a VÁNĚ, M. (1988) „K otázkám vývoje cenomanu a spodního turonu v Podkrušnohoří“, *Časopis pro Mineralogii a Geologii*, 33, s. 395-410.

DECHASEAUX, C. (1969) „Introduction“ in MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Lawrence, Kansas: The University of Kansas, s. 749-751.

EL-SHAZLY, S., KOŠŤÁK, M., ABDEL-GAWAD, G., KLOUČKOVÁ, B., SABER, S.G., FELIEH SALAMA, Y., MAZUCH, M. a ŽÁK, K. (2011) „Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity“, *Bulletin of Geosciences*, 86(2), s. 1-18.

FRIČ, A (1869) „Palaeontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten in der Böhmisches Kriedeformation. I. Perutzer und Korytzaner Schichten“, *Archiv für Naturwissenschaftliche Landesdurchforschung Von Böhmen. Band I*, str. 194.

FRIČ, A (1911) „Palaeontologický výzkum jednotlivých vrstev, Doplněk k I. Dílu archivu I. Sekce II.“, *Studie v oboru českého útvaru křídového*, s. 1-101.

GILI, E. a GÖTZ, S. (2018) „Paleoecology of Rudists“, in *Treatise on Invertebrate Paleontology Online*. 1. vyd. Lawrence, Kansas: The University of Kansas, s. 1–29.

GILI, E., MASSE, J. P. a SKELTON, P. W. (1995) „Rudists as gregarious sediment-dwellers, not reef-builders, on Cretaceous carbonate platforms“, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 118, s. 245–267.

GUMPRECHT T. E. (1835) „Beiträge zur geognostischen Kenntniss einiger Theile Sachsens und Böhmens“, Berlin, s. 238.

HALLOCK, P. a SCHLAGER, W. (1986) „Nutrient Excess and the Demise of Coral Reefs and Carbonate Platforms“, *Palaios*, 1, s. 389–398.

HIBSCH, J. E. (1908) „Blatt VII (Teplitz-Boreslau)“ in *Geologische Karte des Böhmischen Mittelgebirges*, Wien: Alfred Hölder, s. 14-15.

HIBSCH, J. E. (1930) „Geologischer Führer durch das Böhmische Mittelgebirge“ in *Sammlung geologischer Führer XXXIV*, Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, s. 48-51.

HOLÝ, F. (1964) „Exkurzní průvodce sekce B“ in *Sborník k XV. Sjezdu ČS. Společnosti pro mineralogii a geologii*, Teplice, s. 112.

HOUŠA, V. (1991) „Faciální členění příbřežních mořských sedimentů české křídý“, *Časopis Národního Muzea, Oddělení přírodovědecké*, 156, s. 101-115.

HUDDARD, D. a SCOTT, T. (ed.) (2010) „A greenhouse climate in the Middle and Late Cretaceous“, in *Earth Environments: Past, Present and Future*, s. 813-850.

JOHNSON, C. C. a KAUFFMAN, E. G. (1988) „Originations, radiations and extinctions of Cretaceous rudistid bivalve species in the Caribbean Province“, in KAUFFMAN, E. G. A WALLISER, O. H. (ed.) *Extinction Events in Earth History*. Berlin: Springer-Verlag, s. 305–324.

JOHNSON, C. C., SANDERS, D., KAUFFMAN, E. G. a HAY, W. (2002) „Patterns and Processes Influencing Upper Cretaceous Reefs“, in KIESSLING, W., FLUGEL, E., A GOLONKA, J. (ed.) *Phanerozoic Reef Patterns*. SEPM Society for Sedimentary Geology, s. 549–585.

KAUFFMAN, E. G. (1973) „Cretaceous Bivalvia“, in HALLAM, A. (ed.) *Atlas of Palaeobiogeography*. New York: Elsevier Scientific Publishing Co., s. 353–383.

KAUFFMAN, E. G. a JOHNSON, C. C. (1988) „The Morphological and Ecological Evolution of Middle and Upper Cretaceous Reef-Building Rudistids“, *Palaios*, 3(2), s. 194–216.

KAUFFMAN, E. G. a SOHL, N. F. (1974) „Structure and Evolution of Antillean Cretaceous Rudist Frameworks“, *Verhandlungen Naturforschende Gesellschaft*, 84, s. 399–476.

KÜHN, O. (1949) „Stratigraphie und Paläogeographie der Rudisten. V. Die borealen Rudistenfaunen“, *Neues Jahrbuch für Mineralogie und Paläontologie, Abhandlungen*, 90, s. 267-316.

KUTASSY, A. (1934) „Pachydonta mesozoica (Rudistis exclusis)“, *Fossilium Catalogus, I. Animalia, pars 68*, s. 135.

LAUBE, G. C. (1884) „Geologische Excursionen im Thermalgebiet des nordwestlichen Böhmens, Teplitz, Carlsbad, Eger-Franzensbad, Marienbad“, Leipzig: Verlag von Veit&Comp, s. 30-31.

LÖSER, H. a SKLENÁŘ, J. (2015) „The Scleractinian coral genus *Glenarea* (Bohemian Cretaceous Basin)“, *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B Historia Naturalis*, 71(3-4), s. 365-376.

MALKOVSKÝ a kolektiv (1985) „Geologie severočeské hnědouhelné pánve a jejího okolí“ in *Oblastní regionální geologie ČSR*, Praha: Ústřední ústav geologický v Akademii, s. 96-97.

MLČOCH, B. a SKÁCELOVÁ, Z. (2010) „Geometry of the Altenberg-Tepllice Caldera revealed by the borehole and seismic data in its Czech part“, *Journal of Geosciences*, 55(3), s. 217-229.

NAUMANN C. (1825) „Einige Bemerkungen über den Porphyry von Töpliz, und über den Klingstein des Schlossberges“ in *Leonhard K.C. von-Zeitschrift für Mineralogie, 19. Jahrg., II. Band*, Frankfurt am Main, s. 289-306.

NIEBUHR B., SCHNEIDER S. a WILMSEN M. (2014) „Bivalves“ in BIRGIT NIEBUHR a WILMSEN, M. (ed.): *Geologica Saxonica, Journal of Central European Geology*, 60(1), s. 83-168.

PANELLA, G., A MACCLINTOCK, C. (1968) „Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth“, *Journal of Paleontology*, 42(5), s. 64-80.

PERKINS, B.F. (1969) „Rudist morphology“ in MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Lawrence, Kansas: The University of Kansas, s. 749-751.

PEZA, L.H. A ŽÍTT, J. (1999) „New data about the rudists from the Czech Upper Cretaceous (pre- liminary report)“ in: HÖFFLING, R. a STEUBER, T. (Eds.): *Fifth International Congress on Rudists - Abstracts and field trip guides*. Erlangen: Erlanger geologische Abhandlung, 3 s. 51- 52.

POČTA, F. (1887) „Vorläufiger Bericht über die Rudisten der böhmische Kriedeformation“, *Věstník Královské České Společnosti Nauk*, s. 194.

POČTA, F. (1898) „O Rudistech“, in *Rozpravy třídy mathematicko-přírodovědecké Královské České Společnosti Nauk*, s. 1-92.

PUSCH G. G. (1826) „Auszüge aus Briefen. Kielce, am 19. Februar 1826“ in *Leonhard K.C. von- Zeitschrift für Mineralogie, 20. Jahrg., I. Band*, Frankfurt am Main, s. 530-534.

RADOŇ, M. (2012) „Písečný vrch - pozoruhodná geologická lokalita v Teplicích“ in *Výroční zpráva za rok 2012*. Regionální muzeum v Teplicích, s. 32-35.

REUSS A. E. (1840) „Geognostische Skizzen aus Böhmen. I. Band. Die Umgebungen von Teplitz und Bilin in Beziehung auf ihre geognostischen Verhältnisse“ in *Ein Beitrag zur Physiographie des böhmischen Mittelgebirges*, Prag, Leitmeritz und Teplitz.

REUSS A. E. (1841) „Die geognostische Verhältnisse von Teplitz“ in *Schmelkes G. - Teplitz und seine Mineral-Quellen mit besonderer Rücksicht auf ihren Werth als Heilmittel*, Dresden, Leipzig, Prag.

ROSS, D. J. a SKELTON, P. W. (1993) „Rudist formations of the Cretaceous: a palaeoecological, sedimentological and stratigraphical review“, in WRIGHT, P. (ed.) *Sedimentology Review*. Blackwell Scientific Publications, s. 73–91.

SCOTT, R. W. (1981) „Biotic Relations in Early Cretaceous Coral-Algal-Rudist Reefs, Arizona“, *Journal of Paleontology*, 55(2), s. 463–478.

SCOTT, R. W. (1984) „Evolution of Early Cretaceous reefs in the Gulf of Mexico“, *Palaeontographica Americana*, 54(1), s. 406–412.

SCOTT, R. W. (1988) „Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous Reef Biotas“, *Palaios*, 3(2), s. 184-193.

SCOTT, R. W. (1995) „Global environmental controls on Cretaceous reefal ecosystems“, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 119(1–2), s. 187–199.

SCOTT, R. W., PERNANDEZ-MENDIOLA, P. A., GILI, E. a SIMO, A. (1990) „Persistence of Coral-Rudist Reefs into the Late Cretaceous“, *Palaios*, 5(2), s. 98-110.

SKELTON, P. W. (1976) „Functional morphology of the Hippuritidae“, *Lethaia*, 9(1), s. 83–100.

SKELTON, P. W. (1979) „Gregariousness and proto-cooperation in Rudists“, in LARWOOD, G. a ROSEN, B. R. (ed.) *Biology and systematics of colonial organisms*. London: Systematics Assoc. Spec. Vol. No.11 Academic Press, s. 257–279.

SKELTON, P. W. a GILI, E. (2002) „Palaeoecological classification of rudist morphotypes“, in *Proceedings - 1st International Conference on Rudists, Beograd 1988, Serbian Geol. Soc., Spec. Publ.* Union of Geological Societies of Yugoslavia, Memorial Publication, s. 265–287.

SKELTON, P. W. a GILI, E. (2012) „Rudists and carbonate platforms in the Aptian: A case study

on biotic interactions with ocean chemistry and climate", *Sedimentology*, 59(1), s. 81–117.

STEUBER, T. (2000) „Skeletal growth rates of Upper Cretaceous rudist bivalves: Implications for carbonate production and organism-environment feedbacks“ in ENZO INSALACO, P. W. SKELTON, a T. J. PALMER, (ed.), *Carbonate Platform Systems: Components and Interactions*, Geological Society, London: Special Publication, 178, s. 21-32.

STEUBER, T. a LÖSER, H. (2000) „Species richness and abundance patterns of Tethyan Cretaceous rudist bivalves (Mollusca: Hippuritacea) in the central-eastern Mediterranean and Middle East, analysed from a palaeontological database“, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162(1–2), s. 75–104.

STEUBER, T., PARENTE, M., HAGMAIER, M., IMMENHAUSER, A., VAN DER KOOIJ, B. a FRIJIA, G. (2007) „Latest Maastrichtian species-rich rudist associations of the Apulian margin of Salento (S Italy) and the Ionian Islands (Greece)“, *Soc. Econ. Paleont. Min., Spec. Publ.*, 87(May 2015), s. 151–165.

STEUBER, T. a SCHLÜTER, M. (2012) „Strontium-isotope stratigraphy of Upper Cretaceous rudist bivalves: Biozones, evolutionary patterns and sea-level change calibrated to numerical ages“, *Earth-Science Reviews*, 114, s. 42-60.

STEUBER, T., SIMON, F. M., BUHL, D., GUNTER G. a KASPER, H. U. (2002) „Catastrophic extinction of Caribbean rudist bivalves at the Cretaceous-Tertiary boundary“, *Geology*, 30(11), s. 999–1002.

SVOBODA, P. (1998) „Transgrese svrchní křídý mezi Kralupy nad Vltavou a Korycany“, *Studie a zprávy Okresního muzea Praha-východ*, 13, s. 129-154.

TELLER, F. (1877) „Über neue Rudisten aus der böhmischen Kreideformation“ in *Sitzungsber. Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, Wien, 97-112.

ULIČNÝ, D., LAURIN, J. a ČECH, S. (2009) „Controls on clastic sequence geometries in a shallow-marine transtensional basin: the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic“, *Sedimentology*, 56, s. 1077-1114.

VÁNĚ, M. (1990) „Geologické poměry města Teplic v Čechách“, *Časopis pro mineralogii a geologii*, 35(1), s. 65-80.

VALEČKA, J. (2017) „Rudistové vápence bělohorského souvrství u Bíliny: paleogeografie, stratigrafie, sedimentologie“, *Geoscience Research reports*, 50, s. 103-110.

WIESE, F., ČECH, S., EKRT, B. a VOIGT, S. (2004) „The Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) exemplified by the Úpohlavy working quarry: Integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys“, *Cretaceous Research*, s. 329-352.

ZÁRUBA, B. (1965) „Beitrag zur Kenntnis der Art *Exogyra sigmoidea* Reuss, 1844 (Ostreidae) aus der Brandungsfazies der böhmischen Kreideformation“, *Sborník Národního muzea v Praze, Řada B, přírodní vědy*, 21, s. 1-37.

ZAHÁLKA, Č. (1914) „Útvar křídový v Českém Středoohoří. Díl první“, Roudnice, s. 1-465.

ZOUBEK, V. a ŠKVOR, V. (ed.) (1963) „Teplice, Chabařovice“ in *Vysvětlivky k přehledné geologické mapě 1:200 000*, Praha: Ústřední ústav geologický, s. 130-133.

## **PŘÍLOHY**